Untersuchungen über die Wandlungen des Stärke- und Fettgehaltes der Pflanzen, insbesondere der Bäume

von

Friedrich Weber.

Ausgeführt im pflanzenphysiologischen Institut der k. k. Wiener Universität.

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Juli 1909.)

Zur Zeit des herbstlichen Laubfalles erreichen die Reservestoffvorräte der Bäume ihr Maximum. Alle speichernden Elemente sind dicht mit Stärke erfüllt, die ja bekanntlich als der wichtigste stickstofffreie Reservestoff der Holzgewächse fungiert. Das herbstliche Stärkemaximum besteht nach den Angaben älterer Autoren (z. B. von Th. Hartig[1]) unvermindert den ganzen Winter hindurch, bis ihm im Frühling die Mobilisierung der Reservestoffe ein Ende bereitet. Dieser allgemein verbreiteten Ansicht trat zuerst Russow[2] 1882 entgegen, indem er feststellte, daß im Winter in der Rinde zahlreicher Bäume die Stärke schwindet und meist in fettes Öl verwandelt wird. Im Holz bleibt nach Russow das Stärkemaximum unverändert bestehen. 1884 gaben Baranetzky[3] und Grebnitzky an, daß auch im Holz mancher Bäume der Stärkegehalt im Winter eine mehr oder weniger bedeutende Verminderung erfährt. Besonders weichholzige Bäume, z. B. *Tilia* werden im Winter gänzlich stärkefrei gefunden. An Stelle der Stärke tritt fettes Öl auf. Im Frühling verschwindet das Fett und macht der

---

[1] Th. Hartig, Botan. Zeit., 1858.

[2] Russow E., Dorpat. Naturforsch. Gesell., Bd. VI (1882).

[3] Baranetzky u. Grebnitzky, Botan. Zentr., Bd. XVIII, p. 187 (1884.)

Stärke Platz, die dann wieder ungefähr in der gleichen Menge wie im Herbst zu beobachten ist, so daß der Mobilisierung der Reservestoffe ein Frühlingsstärkemaximum verausgeht. Diese Angaben von Baranetzky und Grebnitzky konnte A. Fischer[1] 1890 in seiner grundlegenden Arbeit »Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse« bestätigen. A. Fischer unterscheidet Stärke- und Fettbäume, Bezeichnungen, die seither allgemein angenommen wurden.

Die Fettbäume enthalten im Winter weder in der Rinde noch im Holz Stärke, sind also völlig stärkefrei: An Stelle der Stärke treten mehr oder weniger große Fettmengen auf. Hieher gehören: *Tilia, Betula, Pinus silvestris.*

Die Stärkebäume enthalten im Winter in der Rinde keine Stärke; im Holz dagegen findet bloß eine schwache Abnahme an Stärke statt. Hieher gehören: *Quercus Robur, Corylus Avellana, Ulmus campestris, Platanus occidentalis, Celtis occidentalis, Morus alba, Salix babylonica, Ailanthus glandulosa, Acer dasycarpum, platanoides, Prunus avium, Pirus Achras, Crataegus monogyna, Sorbus Aria, Fraxinus Excelsior, Syringa vulgaris.*

Eine Mittelstellung nehmen ein: *Picea excelsa, Larix europaea, Juniperus communis, Taxus baccata, Thuja occidentalis, Euonymus europaeus.* »In der Rinde schwindet die Stärke meist vollständig, im Holz zum großen Teil.« Da diese letzterwähnten Bäume im Winter vorwiegend Fett führen, so rechnet sie A. Fischer ebenfalls zu den Fettbäumen.

Nach der Feststellung dieser Tatsachen beschritt A. Fischer, wie vor ihm bereits Russow, den Weg des Experiments und zeigte, daß unter dem Einfluß erhöhter Temperatur in abgeschnittenen Ästen im Winter jederzeit Stärkeregeneration erzielt werden kann. In den folgenden Jahren wurden alle diese Angaben Fischer's von verschiedenen Autoren bestätigt und ergänzt. Prinzipiell wichtige Arbeiten auf diesem Gebiete erschienen jedoch erst wieder im Jahre 1905, und zwar eine von Niklewski und eine von Fabricius.

---

[1] A. Fischer, Jahrb. wissensch. Botan., Bd. XXII (1890).

Bronislaw Niklewski[1] untersuchte makrochemisch, »ob direkte Beziehungen zwischen Stärke und Fett bestehen«. Er fand, daß der Prozeß der Fettbildung (im Winter bei *Tilia*) in seiner Verlaufsrichtung durch die Temperatur nicht umkehrbar ist, was für den Vorgang der Stärkelösung dagegen vollkommen zutrifft. »Der Prozeß der Fettwandlung kann also nicht direkt mit dem Prozeß der Stärkeumwandlung zusammenhängen.« Die Fettbildung im Winter müsse als ein von der Temperatur nicht wesentlich beeinflußbarer periodischer Vorgang angesehen werden.

L. Fabricius[2] untersuchte den Fett- und Stärkegehalt der Fichte im Laufe der ganzen Jahresperiode und fand für *Picea* etwa folgendes: »Die gesamte Holzstärke des Stammes unterliegt im Laufe des Jahres nur einmal einer totalen Umwandlung in Fett, welche etwa mit dem Austreiben der Knospen beginnt und im August beendet ist. Vom Ende September an wird die Stärke im Holz zum größten Teil wieder regeneriert, nur der kleinere Teil der Reservestoffe überwintert in Form von Fett. Im Holz wird Stärke bis Ende September nicht abgelagert. Dann erst und im Oktober wird das Fett des Holzes zum größten Teil in Stärke zurückverwandelt.«

Wie ersichtlich, lassen die beiden letzterwähnten Arbeiten neue Untersuchungen über Reservestoffwandlungen erwünscht erscheinen, und zwar sind es drei Fragen, deren definitive Lösung noch aussteht.

Erstens bedarf es, da von Niklewski eine direkte Umwandlung von Stärke in Fett geleugnet wird, nunmehr einer Erklärung, woher die oft ungeheuren Fettmassen, die im Winter in den Fettbäumen auftreten, stammen.

Zweitens stehen Untersuchungen, die sich nicht bloß auf die Winterperiode erstrecken und die insbesondere eine

---

[1] B. Niklewski, Untersuchungen über die Umwandlung stickstofffreier Reservestoffe während der Winterperiode der Bäume. Botan. Zbl., 1905, Beih., Bd. XX., I., 68.

[2] L. Fabricius, Untersuchungen über den Stärke- und Fettgehalt der Fichte auf der oberbayerischen Hochebene, Naturw. Zeitschr. für Land- und Forstwirtsch. 1905, 3. Jahrg., Heft 4.

Klärung der Abhängigkeit der Stärkelösung und -bildung von der Temperatur erstreben, noch völlig aus.

Drittens ist durch die Ergebnisse der Arbeit von Fabricius die Frage nach der biologischen Bedeutung der Reservestoffwandlungen, vor allem aber der Fettbildung, in ganz neues Licht gerückt worden, indem der bisher ziemlich allgemein angenommenen Deutung der Fettbildung als Kälteschutz durch das von Fabricius beobachtete Fettmaximum bei *Picea* im Hochsommer ein wichtiger Einwand erwächst.

Zur Lösung dieser Fragen einiges beizutragen, war der Zweck meiner Arbeit. Die endgültige Klärung der ersten Frage dürfte wohl einem Chemiker vorbehalten sein, doch konnte ich auch ohne Untersuchungen der bisher unaufgeklärten chemischen Vorgänge, die sich bei den in Rede stehenden Umwandlungen abspielen müssen, einige Tatsachen ermitteln, deren Kenntnis in dieser Frage immerhin nicht unwichtig sein dürfte. Was die zweite Frage betrifft, so versuchte ich, die oben angedeutete Lücke in der experimentellen Erforschung der Temperatur auf die Reservestoffwandlungen im Verlauf der ganzen Jahresperiode möglichst genau auszufüllen. Die Schilderung der Ergebnisse dieser Experimente wird den einen Hauptteil der Arbeit (experimenteller Teil) beanspruchen. Im zweiten Teil (spezieller Teil) werde ich die Resultate der Prüfung verschiedener Pflanzen auf ihren Stärke- und Fettgehalt zu verschiedenen Zeiten der Jahresperiode mitteilen. Dadurch trachte ich, wenn auch vorläufig nur wenig zur Schaffung eines größeren Tatsachenmaterials beizutragen, was ich für unbedingt nötig erachte, bevor man an eine aussichtsvolle Bearbeitung der Frage nach der biologischen Bedeutung der Reservestoffwandlungen denken kann. Auch einige andere, nicht unwichtige Resultate dürften sich aus den Untersuchungen des speziellen Teiles ergeben. In einer zusammenfassenden Schlußbetrachtung möchte ich meine auf Grund der Ergebnisse dieser Arbeit gewonnenen Anschauungen über die drei hier angedeuteten Fragen darlegen.

Methodik.

Der Nachweis von Stärke und Fett wurde ausschließlich mikrochemisch durchgeführt; hierin befinde ich mich in

Übereinstimmung mit A. Fischer, Fabricius und den übrigen Autoren mit Ausnahme von Niklewski, der sich der makrochemischen Methode bediente.

Die Stärke wurde mit Jod nachgewiesen; zur Prüfung auf Fett benutzte ich die Färbung mit Alkannatinktur, Osmiumsäure, meist aber mit Sudan III in alkoholischer Lösung oder als Sudanglyzerin. In einzelnen Fällen wurde das Fett auch mit Chlorophyll gefärbt oder seine Löslichkeit in Äther oder Schwefelkohlenstoff (eventuell außerdem die Akroleinprobe) zum Nachweis herbeigezogen. Um einen genauen Vergleich der Fett- und Stärkemengen in den einzelnen Schnitten zu ermöglichen, wurden, besonders von den Präparaten des bei den Experimenten untersuchten Materials, Dauerpräparate hergestellt. Die Zahl derselben beläuft sich auf ungefähr 700, wovon etwa 300 auf solche von *Tilia* entfallen. Dadurch konnte der Vergleich viel exakter durchgeführt werden, als wenn er sich bloß auf eine, wenn auch noch so genaue Beschreibung der einzelnen Präparate hätte stützen können. Außer diesen Dauerpräparaten wurde jedoch natürlich noch eine große Zahl von Schnitten zur einmaligen Untersuchung gemacht. Zu den Dauerpräparaten wurden die Schnitte, deren Fettgehalt geprüft wurde, nach Behandlung mit Sudan III (in alkoholischer Lösung) in Glyzerin oder Sudanglyzerin eingelegt und dann eingeschlossen. Die charakteristische rote Färbung der Fetttropfen hielt sich auf diese Weise ausgezeichnet. Dagegen hält sich bekanntlich die Blaufärbung der Stärke durch Jod in Glyzerin-Dauerpräparaten nur sehr kurze Zeit; daher mußte wiederholt zum Vergleich zweier Stärkepräparate dem älteren neuerdings Jod zugesetzt werden, wodurch dann die Färbung jederzeit wieder deutlich gemacht werden kann. Außerdem wurde häufig versucht, durch Zusatz einiger Tropfen Jodlösung (meist von Jod-Jodkali) zum Glyzerin, in dem die Schnitte eingeschlossen werden sollten, die Blaufärbung der Stärke dauernd zu erhalten; auf diese Weise wurden sehr gute Resultate erzielt, so daß derartige Stärkepräparate, die noch nach Monaten lebhaft gefärbt sich zeigten, zum Vergleich mit frischen vollkommen geeignet schienen.

Von der Verwendung einer einheitlichen Skala zur Charakterisierung der Reservestoffquantitäten in den einzelnen Schnitten, wie sie z. B. Fabricius für *Picea* gebraucht, wurde absichtlich Abstand genommen; erstens, weil sie sich bei der Beschreibung des Stärke- und Fettgehaltes von verschiedenen Pflanzen als gänzlich unzulässig erweisen würde (was z. B. bei *Tilia* als mäßig viel [II. Grad] Fett zu bezeichnen wäre, müßte z. B. bei *Fagus* als sehr viel Fett [IV. Grad] gekennzeichnet werden, will man nicht etwa für *Fagus* den gleichen Maßstab wie für *Tilia* anwenden, was ich für ungemein irreführend halten würde), zweitens, weil auch bei ein und derselben Pflanze sich eine derartige Skala nicht immer gut anwenden läßt, da auch hier — wie ich oft Gelegenheit hatte zu beobachten — große individuelle Schwankungen vorkommen, weshalb es meist nur möglich ist, Reservestoffmengen eines und desselben Astes zu verschiedenen Zeiten oder doch wenigstens nur von Ästen ein und desselben Baumes exakt quantitativ zu vergleichen.

Auch einige Bemerkungen über das zur Untersuchung verwendete Material dürften erwünscht sein. Vor allem erschien es mir sehr wichtig, das Material ausschließlich Pflanzen von natürlichem Standort zu entnehmen. Pflanzen oder Teile von solchen aus Gärten, insbesondere aus botanischen Gärten, der sonst so beliebten Bezugsquelle aller Versuchspflanzen, wurden prinzipiell von einer Prüfung auf ihren Stärke- oder Fettgehalt ausgeschlossen, und zwar deshalb, weil es mir gerade bei quantitativen Reservestoffbestimmungen unbedingt nötig schien, das dazu verwendete Material an natürlichen Standorten wachsenden Pflanzen zu entnehmen. Zu dieser Ansicht führten mich wiederholt gemachte Beobachtungen, wonach Äste von in Gärten gepflanzten Bäumen, wenn diese auch äußerlich ganz normal und gesund erschienen, völlig abnormale Verhältnisse in der Reservestoffverteilung aufwiesen, jedenfalls aber meist an Reservestoffarmut leiden. Die untersuchten Pflanzen stammen alle aus der Umgebung Wiens oder Salzburgs; nur in ganz vereinzelten Fällen wurden Pflanzen anderer Standorte untersucht, was jedesmal eigens vermerkt werden wird. Der größte Teil der Experimente und Prüfungen wurde an Holzgewächsen

angestellt und soll daher hier noch erwähnt werden, daß das Alter der untersuchten Äste (wenn nichts anderes angegeben ist) zwischen 5 und 10 Jahren schwankt, jedenfalls immer in den Altersgrenzen, für die vorerst genau festgestellt wurde, daß ein Vergleich verschieden alter Teile noch zulässig ist. Weitere jeweilig nötig erscheinende Bemerkungen über das untersuchte Pflanzenmaterial sind an den betreffenden Stellen der beiden Hauptteile gegeben.

Experimenteller Teil.

Im experimentellen Teile werden meine Versuche, die ich im Laufe der ganzen Jahresperiode an *Tilia*-Sproßstücken, respektive jungen Lindenbäumen ausführte, angeführt.

Alle bisher von den verschiedenen Autoren (Russow, Fischer, Niklewski) angestellten Versuche beschränkten sich darauf, im Winter den Einfluß der Temperatur auf die Reservestoffwandlungen festzustellen. Daher erschien es mir wichtig, ergänzende Versuche im Sommer, Herbst und Frühling anzustellen. Demnach zerfallen meine Experimente in folgende vier Versuchsreihen:

1. Winterversuche. Einwirkung erhöhter Temperatur, respektive nachträgliches Zurückversetzen der so behandelten Pflanzen oder Pflanzenteile in normale Wintertemperatur.

2. Frühlingsversuche. Vom Winter her (Zeit des Stärkeminimums) werden die Pflanzen ununterbrochen bis in den Frühling hinein (Zeit der Stärkeregeneration im Freien) winterlichen Temperaturen ausgesetzt.

3. Sommerversuche. Die Pflanzen werden längere Zeit hindurch winterlichen Temperaturen ausgesetzt.

4. Herbstversuche. Vom Herbst an (Zeit des Stärkemaximums) werden Pflanzen ununterbrochen bis in den Winter hinein (Zeit des Stärkeminimums im Freien) sommerlichen, respektive erhöhten Temperaturen ausgesetzt.

1. Winterversuche.

Auf diese Versuchsreihe wurde verhältnismäßig wenig Zeit verwendet, da hierher zu rechnende Experimente, wie

schon eingangs erwähnt, ja bereits von den früheren Autoren, besonders Russow, A. Fischer und Niklewski, in genügender Zahl ausgeführt wurden. Immerhin möchte ich von den Ergebnissen meiner diesbezüglichen Versuche folgendes mitteilen: Unter den gleichen Bedingungen wie die eben genannten Autoren konnte ich zu jeder Zeit der Winterperiode durch Temperaturerhöhung wiederholt bei *Tilia* (und zwar an ganz verschieden alten Ästen) reichliche Stärkeregeneration erzielen. Umso auffallender muß es erscheinen, daß unter der großen Zahl der Versuche, bei denen Stärkeregeneration beobachtet wurde, auch vereinzelte Fälle vorkamen, bei denen die Stärkeregeneration nur sehr spärlich ausfiel, ja selbst gänzlich unterblieb. Da die Versuchsanstellung genau die gleiche war wie bei den übrigen Experimenten, diese Fälle ferner nicht auf eine bestimmte Zeit der Winterperiode beschränkt blieben, so fehlt vorläufig jeder Anhaltspunkt zur Erklärung dieser Ausnahmen, die ich jedoch nicht unerwähnt lassen wollte. Was die Beeinflussung des Fettgehaltes von *Tilia*-Ästen im Winter durch die Temperatur betrifft, so hat sich merkwürdigerweise A. Fischer direkt nicht darüber ausgesprochen; jedoch muß angenommen werden, er sei, da er geneigt ist, einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen der Stärkelösung und Fettbildung im Winter anzunehmen, der Meinung, es werde durch Einwirkung erhöhter Temperatur im Winter, welche Stärkeregeneration hervorruft, korrelativ eine Fettgehaltverminderung erzielt. Im Gegensatz hiezu vertritt Niklewski die im folgenden präzisierte Ansicht: »In Anbetracht der vorliegenden Resultate wird es klar, daß die im vorigen Kapitel beschriebenen Fettschwankungen nicht im wesentlichen auf die Wirkung der Temperatur zurückzuführen sind, sondern es findet vielmehr die Änderung des Fettgehaltes auch bei konstanter Temperatur statt. Die Ausschläge sind im wesentlichen durch den Phasenzustand bestimmt.« Der Hauptsache nach fand ich diese Angaben Niklewski's vollständig bestätigt. Niemals konnte ich in *Tilia*-Ästen, die eine entsprechende Zeit hindurch (bis lebhafte Stärkeregeneration eingetreten war) erhöhten Temperaturen ausgesetzt waren, im Vergleich zu solchen, die sich unter natürlichen winterlichen

Temperaturen befanden, eine Fettabnahme feststellen. Somit erscheint es sowohl auf makrochemischem (Niklewski) als auch auf mikrochemischem (meine Versuche) Wege nachgewiesen, daß unter dem Einfluß erhöhter Temperatur im Winter keine der Stärkeregeneration entsprechende Verminderung des Fettgehaltes vor sich gehe.

Die regenerierte Stärke kann jederzeit (im Winter) durch Rückversetzen der Äste in winterliche Temperaturen neuerdings zum Schwinden gebracht werden, wie dies ja bereits Fischer ausführlich beschreibt. Eine Fettgehaltvermehrung in den sekundär winterlichen Temperaturen ausgesetzten Sproßstücken (wie sie etwa Fischer korrelativ der Stärkelösung vermuten mußte) ist natürlich gar nicht zu erwarten, nachdem der Nachweis erbracht werden konnte, daß bei erhöhter Temperatur keine Fettabnahme stattfindet.

Im folgenden eine kurze Darstellung einer Auswahl aus den Winterversuchen. Größere Ausführlichkeit dürfte in Anbetracht, daß die früheren Autoren ähnliche Versuche beschreiben, nicht nötig sein.

1. *Tilia* vom 12. Dezember 1907 bis 18. Jänner 1908 bei 15° bis 20° C. Sehr viel Stärke regeneriert in allen Teilen, keine Fettabnahme.

2. *Tilia* vom 25. November bis 10. Dezember 1908 bei + 15° bis + 20° C. Sehr viel Stärke regeneriert.

3. *Tilia* vom 6. Jänner bis 27. Jänner 1908 bei + 15° bis + 20° C. Besonders in der Rinde sehr reichlich Stärke regeneriert; keine Fettabnahme; auch im Mark starke Stärkeregeneraration; der Fettgehalt des Markes scheint eher zu- als abgenommen zu haben; jedenfalls ist im Mark massenhaft viel Fett zu beobachten.

4. *Tilia* vom 8. Februar bis 13. Februar 1908 bei + 15° bis + 20° C. Deutliche Stärkeregeneration; sehr viel Fett.

5. *Tilia* am 19. Februar 1908 untersucht nach $1^1/_2$ monatlichem Aufenthalt bei + 15° bis + 20° C. In allen Teilen, besonders in der Rinde viel Stärke; keine Fettabnahme; Fettzunahme im Mark deutlich.

6. *Tilia* vom 10. Dezember 1907 bis 4. Jänner 1908 bei + 15° bis + 20° C. Besonders in der Rinde sehr viel Stärke regene-

riert; massenhaft Fett in allen Teilen, besonders in der Cambiumzone, Markkrone und Markscheide.

7. *Tilia* vom 1. Jänner bis 30. Jänner 1908 bei + 15° bis + 20° C. Sehr viel Stärke regeneriert; keine Fettabnahme.

8. *Tilia* vom 20. Dezember 1907 bis 28. Februar 1908 bei + 15° bis + 20° C. Überall sehr viel Fett; fast keine Stärke regeneriert, selbst nicht viel in den Rindenmarkstrahlen, in denen die regenerierte Stärke sonst zuerst und zumeist zu beobachten ist.

9. *Tilia* bei + 30° C. im Wärmeschrank seit dem 17. Jänner 1909. Weder am 23. Jänner noch am 5. Februar 1909 Stärkeregeneration zu konstatieren.

Nachträglich einige Bemerkungen über das Material der Winterversuche. Die zur Untersuchung verwendeten *Tilia*-Äste waren sehr verschieden alt. Das Alter schwankte zwischen den oben angegebenen Grenzen. Natürlich wäre es einwandfreier, ganze Bäume zu den Versuchen zu benützen; doch dazu fehlte mir das Material. Um jedoch den Einwand möglichst zu entkräften, daß Sproßstücke besonders beim Einfluß erhöhter Temperatur leiden müßten, hauptsächlich aber schon durch den Luftzutritt an den beiden Enden tiefgreifende Schädigungen erfahren können, wurden stets ungefähr $^{1}/_{2}$ *m* lange Äste benützt und vor der Untersuchung derselben jedesmal ein mindestens 1 *dm* langes Stück abgetrennt und erst dem nun folgenden Teile die Schnitte entnommen; dadurch stand immer ganz frisches unbeschädigtes Material zur Verfügung.

Hauptergebnis der Winterversuche.

1. Bestätigung der Angaben Fischer's über Stärkeregeneration und Lösung im Winter.

2. Bestätigung der Ansicht Niklewski's, daß der Prozeß der Fettbildung im Winter durch Temperaturerhöhung nicht rückgängig gemacht werden kann.

2. Frühlingsversuche.

Versuche, welche vor allem klarstellen sollten, ob die Einwirkung winterlicher Temperaturen im Frühling (ununterbrochen vom Winter her) die Stärkeregeneration, wie sie im

Freien im Frühling vor sich geht, verhindert, mit anderen Worten, ob bei winterlichen Temperaturen im Frühling die Stärkebildung unterbleibt, wurden bisher nicht angestellt. Ich richtete daher auf derartige Versuche meine besondere Aufmerksamkeit.

Untersucht wurden ungefähr 30 *Tilia*-Äste und da sämtliche im wesentlichen bei der Prüfung am Schlusse der Versuchsdauer übereinstimmende Verhältnisse aufwiesen, so dürfte diese Versuchszahl wohl genügen. Anfänglich sollten hauptsächlich ältere Stämme verwendet werden, da von diesen weniger zu befürchten war, sie könnten unter der längeren Einwirkung tiefer Temperatur Schaden leiden. Nachdem aber die Untersuchung über zehn Jahre alter Stämme zeigte, daß diese selbst im Hochwinter (Anfang Februar) noch ziemlich viel Stärke besonders in den verbreiterten Rindenmarkstrahlen enthielten (siehe darüber im speziellen Teil unter *Tilia*), wurden solche alte Stämme größtenteils von der Verwendung zu den Versuchen ausgeschlossen, da der Umstand, daß schon im Winter Stärke vorhanden ist, die Konstatierung einer eventuellen Stärkeregeneration am Schlusse der Versuchsdauer bedeutend erschweren, respektive unsicher machen müßte. Daher wurden hauptsächlich zirka fünfjährige Äste verwendet, die im Februar gar keine oder doch nur ganz minimale Spuren von Stärke enthalten. Übrigens haben auch solche Äste unter der Einwirkung der niederen Temperatur keinen Schaden gelitten, was übrigens nur dann eigens betont werden müßte, wenn das Unterbleiben der Stärkeregeneration Zweifel daran hätte aufkommen lassen können. Es kann auch darauf hingewiesen werden, daß im Herbst abgeschnittene Äste, die den ganzen Winter hindurch im Freien liegen bleiben (wie man dies ja oft in Gärten beobachtet kann), im Frühling austreiben, also auch im abgeschnittenen Zustand nicht unter der winterlichen Kälte leiden.

Bei der Wahl der Temperatur, der die Äste ausgesetzt werden sollten, war ich besonders von zwei Momenten beeinflußt. Vor allem standen mir natürlich nicht alle möglichen tiefen Temperaturen längere Zeit hindurch konstant zur Verfügung. Außerdem mußte von Temperaturen unter 0°, die sich wenn auch nur wenig vom Nullpunkt entfernen, abgesehen werden,

da bei solchen von allem Anfang an keine Reservestoffwandlungen zu erwarten sind, jedenfalls keine Stärkeregeneration. Es wurde daher die Temperatur von 0° gewählt. Selbst diese dürfte noch zu tief gegriffen erscheinen, doch die Resultate der Versuche widerlegen einen diesbezüglichen Einwand. Demnach kam ein Teil der Äste (am 22. Februar 1909) nach genauer Untersuchung ihres Reservestoffgehaltes in einen Raum einer Kühlanlage, in welchem eine konstante Temperatur von 0° herrscht. (Nur sehr selten wird ein Maximum der Temperatur von +1° C. erreicht.) Ein anderer Teil des Materials wurde vom Anfang Februar (natürlich wieder nach vorhergehender eingehender Prüfung) bis Anfang März in einem eigens zu diesen Versuchen vom Institut angeschafften ausgezeichnet funktionierenden Kühlapparat (Deutsches Reichspatent »Frigo«) verwahrt. Der Apparat wurde mit Salz-Eismischung gekühlt. Absichtlich wurde kein Wert darauf gelegt, eine konstante Temperatur zu erzielen, vielmehr wurden winterliche Temperaturschwankungen von —10° C. bis +2° C. zugelassen. Im Freien fielen in diese Zeit einige Tauperioden, deren Einwirkung die Äste im Kühlapparat entzogen waren. Im Apparat herrschten im allgemeinen Jännertemperaturen meist zwischen —5° und —1° C., jedoch mit den eben angegebenen Grenzwerten von —10° und +2° C. Anfangs März wurden auch diese Äste in die gleiche Kühlanlage wie die übrigen überführt und somit bis zum Schluß der Versuchsdauer der konstanten Temperatur von 0° ausgesetzt. Die Übertragung der Äste aus dem Kühlapparat in die Kühlanlage erfolgte an einem entsprechend kalten Tag, wodurch eine Einwirkung erhöhter Temperatur auch für die kurze Zeit vermieden wurde. Die Versuche wurden alle mit Ausnahme eines einzigen im Frühjahr 1909 angestellt.

I. *Tilia*-Äste vom 22. Februar 1909 bis 27. März 1909 bei 0°. Am 22. Februar 1909. Alle Äste stärkefrei oder nur minimale Spuren von Stärke in den Rindenmarkstrahlen.

Am 27. März 1909. Ziemlich viel Stärke in allen Ästen regeneriert, und zwar in der Rinde und im Holz, am meisten in den Rindenmarkstrahlen. Am wenigsten Stärke weist das Holz auf, in manchen Ästen ziemlich wenig, in den meisten ist

jedoch auch im Holz relativ viel Stärke enthalten. Auffallend ist, daß in den grünen, unmittelbar an das Periderm grenzenden, also äußersten Rindenzellenschichten besonders viel Stärke regeneriert wurde. Die Fettgehaltsabnahme vom 22. Februar bis zum 27. März ist in allen Ästen sehr gering, in manchen Fällen sogar kaum mit Sicherheit nachzuweisen. Am 26. März 1909 untersuchte gleichaltrige Äste aus dem Freien, die den gleichen Bäumen entstammen, enthalten besonders im Holz wohl etwas mehr Stärke als die bei 0° gehaltenen, jedenfalls aber nicht um viel mehr; ihr Rindenstärkegehalt weist gegenüber dem der Versuchsäste kaum einen Unterschied auf. Der Fettgehalt der dem Freien und der dem Kühlhaus entnommenen ist fast ganz gleich (etwas mehr Fett in den bei 0° befindlichen Ästen).

II. *Tilia*-Äste, welche vom Anfang Februar bis Anfang März im Kühlapparat, vom Anfang März bis 3. April 1909 im Kühlhaus bei 0° sich befanden.

Alle Äste enthalten am 3. April sehr viel, respektive viel Stärke in der Rinde, die meisten auch viel Stärke im Holz, nur einige ziemlich wenig Stärke im Holz. Alle Äste sind noch sehr fettreich. Am 3. April untersuchte gleich alte Äste aus dem Freien oder abgeschnittene Äste, die vom Anfang März an im Zimmer bei zirka 15° bis 20° aufbewahrt wurden, zeigen nur um ein Geringes größeren Stärkegehalt. Der Fettgehalt ist ziemlich der gleiche.

III. Es sei noch ein vereinzelter, im Jahre 1908 angestellter Versuch erwähnt: *Tilia* vom 17. Februar bis 27. April 1908 bei 0°. Am 27. April viel Stärke in allen Teilen.

Das Ergebnis dieser Versuchsreihe ist demnach klar, doch unerwartet. Im Laufe des März wurde in *Tilia*-Ästen, welche der konstanten Temperatur von 0° ausgesetzt waren, Stärke regeneriert. Die Stärkeregeneration im Frühling, wie sie im Freien vor sich geht, ist demnach nicht erst ermöglicht, respektive veranlaßt durch die zu dieser Zeit im Freien herrschende, im Vergleich zu der im Winter höheren Temperatur. Während der Stärkegehalt im Winter in funktioneller Abhängigkeit von der Temperatur steht, findet sich im Frühling nicht nur bei erhöhter Temperatur (im Freien), sondern auch

bei der relativ tiefen Temperatur von 0° (im Experiment) — also in einer gewissen Unabhängigkeit von der Temperatur — Stärkeregeneration statt.

Die merkwürdige Tatsache der Stärkeregeneration im Frühling bei der relativ niederen Temperatur von 0° bedarf eines Vergleiches mit diesbezüglichen Angaben A. Fischer's. A. Fischer fand die untere Grenze, bei welcher im Winter keine Stärkeregeneration zu beobachten ist, bei +5° C., allerdings für eine ganze kurze Versuchsdauer (von 24 Stunden). Wenn auch angenommen werden kann, daß bei längerer Versuchsdauer auch bei etwas tieferer Temperatur (etwa bis zu + 3° C.) eine geringe Stärkeregeneration auch im Winter konstatiert werden könnte, so geht doch sicher bei 0° im Winter keine Stärkeregeneration vor sich. Niemals kann im Winter nach mehreren milden Tagen, an denen die Temperatur nicht unter den Nullpunkt sinkt, regenerierte Stärke in den Ästen nachgewiesen werden. Im Winter ist demnach die untere Temperaturgrenze, bei der noch Stärke gebildet wird, höher als im Frühling, wo bei einer Temperatur von 0° [1], bei der im Winter das Stärkeminimum unverändert andauert, Stärke regeneriert wird. Jedenfalls fordert der Nachweis einer Stärkebildung bei 0° im Frühling zu neuen Versuchen auf, die unterste Temperaturgrenze festzustellen, bei der in den Ästen im Frühling noch Stärkeregeneration möglich ist; es ist zu erwarten, daß derartige Versuche zu interessanten Ergebnissen über das Temperaturminimum der Stärkebildung überhaupt führen würden; leider stehen die zu solchen Experimenten nötigen Räume mit konstanten Temperaturen von —1°, —2° etc. nicht leicht zur Verfügung.

Daß die Stärkeregeneration in den bei 0° gehaltenen Ästen eine etwas geringere ist als in den Ästen aus dem Freien, erscheint wohl kaum verwunderlich; denn erstens dürfte der Beginn der Stärkeregeneration durch die ununterbrochene Einwirkung winterlicher Temperatur verzögert worden sein und zweitens wird ja wohl die Temperatur insofern die

---

[1] Über einen Erklärungsversuch dieser Tatsache siehe die Schlußbetrachtung über den experimentellen Teil.

Reaktionsgeschwindigkeit des Stärkebildungsprozesses beeinflussen, daß bei höherer Temperatur derselbe rascher verläuft als bei niederer. Was den Umstand betrifft, daß trotz der langen Versuchsdauer keine erhebliche Fettgehaltverminderung in den Ästen zu beobachten war, so sei auf den Vergleich mit den Ästen aus dem Freien verwiesen, ferner aber auch auf die diesbezüglichen Angaben über *Tilia* im speziellen Teil, wo gezeigt werden wird, daß auch im Freien, in den Ästen im Frühling die Fettgehaltverminderung keine so bedeutende ist, wie man bisher anzunehmen geneigt war. Außerdem dürfte wohl für den Fettlösungsprozeß das oben vom Prozeß der Stärkebildung Gesagte auch seine Gültigkeit haben.

Hauptergebnis.

Im Frühling erfolgt selbst bei der relativ tiefen Temperatur von 0° in *Tilia*-Ästen Stärkeregeneration.

3. Sommerversuche.

Die Sommerversuche sollten darüber Aufschluß geben, ob bei der Einwirkung winterlicher Temperaturen im Sommer in Lindenästen die Stärke gelöst wird und demnach wie im Winter ein Stärkeminimum erzielt werden kann. Erst in zweiter Linie kam die Ermittlung eines eventuellen Einflusses niederer Temperaturen im Sommer auf den Fettgehalt in Betracht, nachdem — wie im speziellen Teil erwähnt werden wird — meine Untersuchungen ergaben, daß auch Äste im Freien stehender Bäume im Sommer meist ziemlich bedeutende Fettmengen enthalten. Schon A. Fischer hat einen diesbezüglichen Versuch angestellt, »durch künstliche Abkühlung im Sommer die Stärke zu entfernen«. Da der Versuch jedoch vereinzelt blieb, gibt er selbst zu, dieser könne nicht für beweisend gelten. Er hielt die Aststücke vom 23. Juni bis 8. Juli 1889 zwischen Eis, wobei tägliche Temperaturschwankungen von —1° bis +10° C. vorkamen. Den Einwand diese Temperaturen seien zu hoch, um eine Stärkelösung zu veranlassen, weist er mit der Bemerkung zurück, daß im November bei eben solchen Temperaturen die Stärkelösung vor sich gehe. Einen anderen Einwand, die Versuchsdauer sei zu kurz gewesen, läßt er auch nicht gelten. Das Ergebnis seines Versuches war: Im Sommer

erfolgt keine Stärkelösung, was ihm »auf periodisch sich ändernde erbliche Eigenschaften hinzuweisen« scheint. Meine Aufgabe war es, derartige Versuche in genügender Zahl auszuführen, und zwar so, daß dagegen die oben erwähnten Einwände nicht erhoben werden können. Es wurden daher die Sommerversuche an zirka 50 Ästen verschiedenen Alters ausgeführt, und zwar:

1. bei Temperaturen, wie sie Fischer verwendete, zwischen Eis im Eiskasten (— 1° bis + 10° C.);

2. bei einer konstanten Temperatur von 0° C.,

3. bei einer konstanten Temperatur von —4° C.

Schließlich wurde auch die Dauer der Versuche variiert und viele über einen Monat ausgedehnt.

Ein weiterer Einwand, es müßten die Äste unter der langen Einwirkung so niederer Temperaturen (besonders bei —4° C.), noch dazu im Sommer, wo möglicherweise die Resistenz gegen Kälte eine geringere ist, unbedingt gelitten haben, wird nicht nur dadurch hinfällig, daß die Äste nach Schluß des jeweiligen Versuches stets frisch gefunden wurden, sondern besonders dadurch, daß sie (und gerade die, welche längere Zeit bei 0° und — 4° C. aufbewahrt wurden), nach dem Versuch eingewässert im Zimmer aufgestellt, bald austrieben, einige sogar kräftige Adventivwurzeln bildeten.

Der Vergleich des Stärke- und Fettgehaltes der Äste wurde stets an ein und demselben Exemplar vor und nach dem Versuche vorgenommen; um ihn möglichst genau durchführen zu können, wurden gerade in dieser Versuchsreihe besonders viele Dauerpräparate angelegt. Von den Versuchen führe ich nicht zu zahlreiche an, um nicht immer dasselbe angeben zu müssen, da sich alle Äste in den einzelnen Versuchen gleich verhielten.

I. Versuche im Juli und in der ersten Hälfte August.

Äste bei 0° oder bei —4° C. oder zwischen Eis bei 0° bis +10 C.

1. *Tilia* vom 11. bis 30. Juli bei 0° oder —4° oder bei 0° bis + 10° C. Am 11. Juli sehr viel Stärke in allen Teilen, besonders in den Rindenmarkstrahlen.

Am 30. Juli: Keine Änderung im Reservestoffgehalt nachzuweisen; Stärke ebenso reichlich vorhanden wie am 11. Juli.

2. *Tilia* vom 11. Juli bis 7. August bei —4° C. Keine Änderung im Fett- und Stärkegehalt.

3. *Tilia* vom 31. März bis 31. Juli bei 0°. Sehr viel Stärke in allen Teilen, besonders in den Rindenmarkstrahlen.

4. *Tilia* vom 10. August bis 18. August zwischen Eis. Keine Änderung; sehr viel Stärke.

II. Versuche in der Zeit von Mitte August bis September, respektive Oktober.

Äste bei 0° oder —4° C. oder zwischen Eis bei 0° bis +10° C.

1. *Tilia* vom 13. August bis 3. September bei —4° C. Am 13. August viel Stärke, besonders in den Rindenmarkstrahlen; ziemlich viel Fett. Am 3. September Stärkegehalt deutlich abgenommen, jedoch noch besonders in den Rindenmarkstrahlen viel Stärke. Der Fettgehalt hat etwas (aber wenig) zugenommen.

2. *Tilia* vom 13. August bis 3. September, respektive bis 12. Oktober bei 0° C. Am 13. August in allen Teilen viel Stärke.

Am 3. September ziemlich bedeutende Stärkeabnahme zu konstatieren; die Stärkelösung ist bedeutender als bei den —4° C. gehaltenen Ästen.

Am 12. Oktober fast keine Stärke mehr; auch in den Rindenmarkstrahlen nur mehr ganz geringe Spuren davon. »Winterzustand.« Der Fettgehalt hat etwas zugenommen.

3. *Tilia* vom 13. August bis 3. September bei —4° C. Am 3. September hat die Holzstärke gegenüber der am 13. August bedeutend abgenommen, die Rindenstärke viel weniger, besonders die Rindenmarkstrahlen sind noch sehr stärkereich.

4. *Tilia* vom 13. August bei 3. September bei 0° C. Am 13. August sehr viel Stärke in allen Teilen, ganz besonders im Mark. Recht wenig Fett. Am 3. September Stärkegehalt viel geringer; nur mehr wenig Stärke vorhanden. Fettzunahme gering mit Ausnahme im Mark, wo sie ziemlich groß ist.

5. *Tilia* vom 13. August bis 12. Oktober bei 0°. Am 12. Oktober keine Stärke mehr vorhanden; deutliche Fettzunahme.

6. *Tilia* vom 13. August bis 3. September, respektive bis 12. Oktober bei 0°. Am 13. August sehr viel Stärke.

Am 3. September Stärkeabnahme deutlich, jedoch noch viel Stärke vorhanden.

Am 12. Oktober nur mehr Spuren von Stärke vorhanden.

7. *Tilia* vom 3. September bis 24. Oktober, respektive bis 16. Oktober. Zwischen Eis im Eiskasten.

Am 3. September. Massenhaft Stärke, besonders in den Rindenmarkstrahlen; sehr viel Fett.

Am 24. September. Ziemlich unverändert.

Am 16. Oktober. Stärkegehalt besonders der Rindenmarkstrahlen hat bedeutend abgenommen. Fettzunahme sehr gering.

8. *Tilia* vom 10. September bis 12. Oktober zwischen Eis im Eiskasten.

Am 12. Oktober ist eine bedeutende Stärkeabnahme zu konstatieren.

Wie aus diesen kurzen Angaben ersichtlich ist, ergaben die Sommerversuche folgende Resultate: In der ersten Hälfte des Sommers — im Juli bis etwa Mitte August — wird auch durch längere Einwirkung winterlicher Temperaturen (0° bis +10° C., 0°, —4° C.) keine Stärkelösung bewirkt.

In der zweiten Hälfte des Sommers etwa von der Mitte August an wird durch längere Einwirkung winterlicher Temperaturen Stärkelösung erzielt und bis Mitte Oktober (zu einer Zeit, zu der im Freien noch das herbstliche Stärkemaximum herrscht) wird das Stärkeminimum fast ganz oder ganz erreicht, wie es im Freien erst frühestens Mitte Dezember zu beobachten ist.

Es ist naheliegend, diese durch die Sommerversuche klargelegten Verhältnisse, betreffend die Möglichkeit, respektive Unmöglichkeit, in verschiedenen Phasen des Sommers durch Temperaturerniedrigung Stärkelösung zu bewirken, mit den bekannten Versuchen zu vergleichen, im Spätherbst, respektive Winter Pflanzen früh zu treiben. Gerade so wie es nicht gelingt, gewisse Pflanzen schon im Oktober oder November bei erhöhter Temperatur zum Treiben zu bringen, dies aber im Dezember oder Jänner leicht möglich ist, geradeso gelingt es im Juli noch nicht, durch Temperaturerniedrigung Stärkelösung zu erzielen, im September aber schon.

Im Sinne Johannsen's[1] könnte man sagen: Im Juli und in der ersten Hälfte August erfolgt aus inneren Gründen (Ursachen) keine Stärkelösung (der Prozeß der Stärkelösung »ruht«), in der zweiten Hälfte August und im September aus äußeren Gründen (der Prozeß der Stärkelösung befindet sich im Zustand »gezwungener Unwirksamkeit«). Oder ebenfalls in der Terminologie Johannsen's: Im Juli hat der Prozeß der Stärkelösung seine Mittelruhe, im September seine Nachruhe. (Versuche in der eventuellen Vorruhezeit fehlen mir leider. Vergleiche die bekannte Tatsache, daß im Juni durch Entblätterung Bäume zum Austreiben gebracht werden können, wobei natürlich auch Stärkelösung erfolgen muß; im Juli und August dagegen veranlaßt Entblätterung kein Austreiben mehr.)

Es scheint demnach, daß, ebenso wie die Winterruhe und das Treiben der Bäume ein periodischer Vorgang ist, der durch die Temperatur höchstens abgekürzt, respektive beschleunigt werden kann, auch der Prozeß der Stärkelösung als ein periodischer aufzufassen ist. (An dieser Auffassung dürfte es kaum etwas ändern, daß nach Johannsen durch Äthereinwirkung im Hochsommer Stärkelösung [ob reichlich?] eingeleitet werden kann, hat ja doch Johannsen selbst auch die Mittelruhe der Bäume wenn auch nur wenig beeinflussen können.)

Über die spezielle Wirkung der drei verschiedenen zur Anwendung gekommenen Temperaturen ist folgendes zu sagen: Bei den Versuchen in der ersten Hälfte des Sommers konnte keine verschiedene Wirkung derselben beobachtet werden, da ja bei allen drei keine Änderung im Reservestoffgehalt der Äste in dieser Zeit eingetreten ist. Bei den Versuchen in der zweiten Hälfte des Sommers dagegen wurden die besten Resultate (= kräftigste Stärkelösung) bei 0° erzielt, während bei —4° C. die Stärkegehaltverminderung geringer war und sich bei Temperaturen, die zwischen 0° und +10° C. schwankten, zu verzögern schien. Der Fettgehalt erlitt bei den Versuchen im Juli keine Veränderung, bei denen im September eine schwache Zunahme, scheint überhaupt im allgemeinen

[1] Johannsen, Das Ätherverfahren beim Frühtreiben, 1900. Fischer, Jena.

— wie schon die Angaben Niklewski's zeigen — noch unabhängiger von der Temperatur Änderungen zu erfahren als der Stärkegehalt.

Hauptergebnis.

1. In der ersten Hälfte des Sommers wird auch durch längere Einwirkung winterlicher Temperaturen keine Stärkelösung in *Tilia*-Ästen hervorgerufen, dagegen in der zweiten Hälfte des Sommers eine ganz bedeutende, wodurch der Zustand des Stärkeminimums ungefähr bis Mitte Oktober, also zirka um zwei Monate früher als im Freien erreicht wird.

2. In der ersten Hälfte des Sommers wird durch Einwirkung winterlicher Temperaturen keine Fettgehaltvermehrung hervorgerufen, dagegen in der zweiten Hälfte des Sommers eine geringe.

4. Herbstversuche.

Bereits A. Fischer berichtet über einen von ihm im Herbst angestellten Versuch, und zwar wie folgt: »Es bleibt noch der entgegengesetzte Versuch übrig, im November durch künstliche Temperatursteigerung das Schwinden der Stärke zu verhindern. . . . Ich habe leider versäumt, zur rechten Zeit eine größere Reihe von Versuchen anzusetzen und kann nur eine Beobachtung an einem Lindenaste anführen. Derselbe war am 9. Oktober 1889 stärkestrotzend in das geheizte Zimmer gestellt worden. Am 15. November, als im Freien eine sehr starke Abnahme der Stärke eingetreten war, hatte derselbe nur eine kaum bemerkbare Verminderung seiner Stärke erfahren, so daß der Kontrast gegenüber den abgeschnittenen Ästen scharf hervortrat. Will man aus diesem vereinzelten Versuch einen Schluß ziehen, so würde sich die Temperaturerniedrigung als notwendiger Faktor für die Stärkeumbildung ergeben, ohne aber als die alleinige Ursache derselben zu erscheinen. Denn die periodisch sich ändernden Eigenschaften, welche wir voraussetzen möchten, bedürfen, um wirken zu können, einer bestimmten Veränderung der äußeren Verhältnisse, in diesem Falle einer Temperaturerniedrigung.«

Gegen diesen Versuch von A. Fischer kann (abgesehen davon, daß er, nur in der Einzahl ausgeführt, schon aus diesem Grunde wohl kaum als völlig beweisend gelten kann) eingewendet werden, die Versuchsdauer — vom 9. Oktober bis 15. November — müsse deshalb als zu kurz bezeichnet werden, weil die Stärkelösung möglicherweise durch die Einwirkung der erhöhten Temperatur nur verzögert worden ist und etwa in der zweiten Hälfte des November oder im Dezember doch noch eintreten würde, analog wie durch meine Sommerversuche gezeigt wurde, daß die Stärkelösung im Spätsommer, respektive Frühherbst durch den Einfluß niederer Temperatur verfrüht eingeleitet wird.

Es war daher für mich wichtig, meine Versuche bis mindestens Ende Dezember auszudehnen. Da es mir aber immerhin fraglich schien, ob abgeschnittene Äste vom Oktober bis Dezember besonders bei einer relativ hohen Temperatur unbeschädigt bleiben würden, verwendete ich zu diesen Versuchen ganze (bewurzelte) junge *Tilia*-Bäume. Diese wurden an ihren natürlichen Standorten in einer Au in der Umgebung Salzburgs in der Zeit vor dem herbstlichen Laubfall ausgegraben und in große Kübel eingesetzt; sie hatten durch ziemlich reichliche Verzweigung meist einen mehr strauchähnlichen Charakter und erreichten ungefähr eine Höhe von 2 *m*. Im ganzen wurden zu den Winterversuchen 10 Lindenbäumchen verwendet; da alle Bäume zu Ende der Versuchszeit dieselben Verhältnisse zeigten, so dürften, trotz der etwas geringen Anzahl der Versuchsexemplare (10) (besonders auch mit Rücksisht auf die [unter V angeführten] Ergebnisse der Untersuchung von *Tilia*-Ästen aus Palermo), die Resultate für gesichert gelten. Sieben von diesen Lindenbäumchen wurden in im Herbst und Winter regelmäßig geheizten Zimmern untergebracht, in denen nach genauen Messungen die Temperatur zwischen +15° und +20° C. schwankte, niemals aber unter +15° sank. Ein etwas älterer, etwas über 3 *m* hoher Baum wurde in ein Treibhaus mit der Temperatur von +15 bis +23° C. eingestellt. Zwei Bäumchen standen in einem Zimmer einer ganz ungeheizten Wohnung, in dem die Temperatur (wie Messungen ergaben) auf kurze Zeit wiederholt bis auf 0° sank, gewöhnlich jedoch

zwischen +3° C. und +8° C. schwankte. Daß die Linden, besonders die in geheizten Zimmern befindlichen, im Laufe des Herbstes und Winters nicht gelitten haben, geht daraus hervor, daß sie im Frühling zum Austreiben gebracht wurden.

I. *Tilia*-Bäume in geheizten Zimmern bei +15° bis +20 ° C.

1. Am 1. Oktober 1908. Rinde (besonders Markstrahlen), Holz (Markstrahlen und Parenchym) und Mark sehr stärkereich; ziemlich viel Fett in allen Teilen, besonders im Cambium und in den Holzmarkstrahlen.

Am 22. Dezember 1908. Alle Rindenteile, besonders die Markstrahlen sehr stärkereich; eine Abnahme des Stärkegehaltes gegenüber dem vom 1. Oktober ist kaum zu beobachten, bewegt sich also höchstens in minimalen Grenzen. Im Stärkegehalt des Holzes ist eine geringe, aber doch deutliche Abnahme zu konstatieren; doch ist das Holz immer noch stärkereich. Fettzunahme ist mit Sicherheit nicht zu konstatieren, am ehesten noch in den verbreiterten Rindenmarkstrahlen.

Am 8. Jänner 1909. Alle Teile der Rinde, besonders die Markstrahlen, enthalten viel Stärke; doch ist eine geringe, aber deutliche Abnahme gegenüber dem Stärkegehalt vom 1. Oktober wahrzunehmen. Fettzunahme gering, am größten im Cambium. (Ein am 8. Jänner 1909 zum Vergleich untersuchter, gleich alter Lindenast aus dem Freien besitzt auch in der Rinde nur mehr minimale Spuren von Stärke.) Im Holz ist die Stärkeabnahme etwas bedeutender, jedoch ist auch hier noch immer ziemlich viel Stärke vorhanden.

2. Am 3. Oktober 1908. Viel Stärke in allen Teilen, mäßig viel Fett.

Am 15. März 1908. Keine merkliche Stärkeabnahme; geringe Fettzunahme in der Rinde.

Zum Vergleich wurden am 15. Dezember auch *Tilia*-Äste aus dem Freien untersucht; sie enthielten nur noch in den Rindenmarkstrahlen geringe Reste von Stärke sonst keine. Ihr Fettgehalt war etwas größer.

Am 4. Jänner 1909. In allen Teilen noch sehr reichlich Stärke. Fettzunahme gering.

II. 3 *m* hoher *Tilia*-Baum im Treibhaus bei +15° bis +23° C.

Am 4. Oktober 1908. Alle Teile sehr stärkereich, besonders auch das Holz; überall ziemlich bis sehr wenig Fett mit Ausnahme der fettreichen Cambiumzone, die im Gegensatz zu den übrigen Teilen stärkearm ist. Viel Stärke in der Markkrone und im Mark; daselbst wenig Fett.

Am 23. Dezember 1908. Stärkegehalt besonders in der Rinde deutlich abgenommen, jedoch besonders in den Rindenmarkstrahlen und im Holz noch ziemlich viel Stärke vorhanden. In der Markkrone und im Mark ist die Stärke ziemlich stark geschwunden. In allen Teilen bedeutende Fettzunahme besonders aber in der Markkrone und im Mark.

Ein am 23. Dezember 1908 zum Vergleich untersuchter gleich alter Lindenbaum aus dem Freien zeigte nur mehr minimale Spuren von Stärke, entschieden aber nicht mehr Fett als der im Treibhaus befindliche.

III. *Tilia*-Bäume im ungeheizten Zimmer bei 0° bis +10° C.

1. Am 9. Oktober 1908. Rinde, Holz, Mark sehr stärkereich, besonders die Markstrahlen der Rinde und des Holzes; mäßig viel Fett, viel nur in der Cambiumzone und im Mark.

Am 23. Dezember 1908. Deutliche Stärkeabnahme; geringe Fettzunahme.

Am 23. Februar 1909. Stärkegehalt bedeutend abgenommen; doch enthalten die Markstrahlen der Rinde und des Holzes und das Mark noch ziemlich reichlich Stärke; der Fettgehalt hat gegenüber dem vom 9. Oktober 1908 kaum zugenommen.

2. Am 10. Oktober 1908. Viel Stärke in allen Teilen, sehr viel in den Rindenmarkstrahlen und in der Markkrone.

Am 8. Jänner 1909. Noch überall reichlich Stärke vorhanden, doch deutliche Abnahme; merkliche Fettzunahme.

IV. Es seien noch zwei gelegentliche Untersuchungen an *Tilia*-Bäumen erwähnt, die seit Jahren am geheizten Gang des pflanzenphysiologischen Instituts (Wien) stehen:

1. *Tilia*, Wasserkultur, am 29. Jänner 1908 sehr arm an Reservestoffen; Stärke vorhanden, relativ viel in der Rinde, im Holz sehr wenig; überall (sehr) wenig Fett, am meisten in der Cambiumzone.

2. Eingetopfter *Tilia*-Baum. Am 21. Jänner 1908. Wenig Stärke; wenig Fett, am meisten in der Cambiumzone.

V. Schließlich können hier wohl auch meine Untersuchungen des Stärke- und Fettgehaltes von *Tilia*-Ästen von Bäumen aus Palermo im Jänner 1909 Erwähnung finden. Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Professors Borzi, dem ich dafür zu großem Dank verpflichtet bin, erhielt ich aus dem botanischen Garten zu Palermo Lindenäste zugeschickt. Bei dem bekannt milden Klima von Palermo (weshalb im dortigen botanischen Garten eine große Zahl subtropischer und tropischer Pflanzen im Freien kultiviert werden, wie sonst nirgends in Europa, z. B. *Ficus elastica*-Bäume, Bambusen, Cycas) sind die dortigen Lindenbäume selbst im Winter niemals tiefen Temperaturen ausgesetzt (Schneefälle kommen nur äußerst selten vor) und befinden sich im Freien unter ähnlichen Temperaturverhältnissen wie die *Tilia*-Bäume meiner Experimente. Die Äste, welche gut verpackt in $3^1/_2$ Tagen von Palermo nach Wien gelangten und großen Bäumen von *Tilia platyphylla* und *tomentosa* entstammen, waren ungefähr 5 Jahre alt und zeigten alle die gleichen Verhältnisse.

Tilia-Äste aus Palermo am 25. Jänner 1909.

Rindenmarkstrahlen viel Stärke, relativ viel Fett; am meisten Fett in der Cambiumzone. In den Holzmarkstrahlen und Parenchym ziemlich reichlich Stärke und Fett enthalten; in der Markscheide und im Mark viel Stärke, ziemlich viel Fett. Also auch hier im Winter neben Fett Stärke vorhanden.

Die Ergebnisse dieser Herbstversuche, die mit dem Resultat des einzigen im November von A. Fischer angestellten Experimente vollkommen übereinstimmen, zeigen, daß in Lindenbäumen, die von der Zeit des herbstlichen Stärkemaximums an ununterbrochen erhöhten Temperaturen ausgesetzt sind, im Gegensatz zu im Freien stehenden Bäumen kein winterliches Stärkeminimum (also keine wesentliche

Stärkelösung) eintritt. Die geringen Stärkeverluste bei den Versuchsbäumen dürften wohl mit dem Verbrauch an Atmungsmaterial im Zusammenhang stehen, zumal die Atmung besonders bei so hohen Temperaturen jedenfalls keine geringe sein wird, woraus bei der langen Versuchsdauer ein bedeutender Reservestoffverlust sich ergeben muß.

Die Deutung der unterbliebenen Stärkegehaltverminderung kann meiner Ansicht nach auf zweifache Weise geschehen.

Erstens könnte man behaupten, die Resultate der Herbstversuche seien mit der durch die Ergebnisse der Sommerversuche begründeten Behauptung, der Prozeß der Stärkelösung sei ein periodischer, nicht in Einklang zu bringen, da man erwarten hätte müssen, daß trotz der Temperaturerhöhung eine Stärkelösung eingeleitet wird.

Zweitens kann man aber auch sagen: Bei erhöhter Temperatur kommt nur deshalb kein winterliches Stärkeminimum zustande, weil dem Prozeß der Stärkelösung ein anderer entgegen verläuft, nämlich der der Stärkeregeneration, welcher dagegen im Freien bei niederen Temperaturen gehemmt wird. Daß der Prozeß der Stärkebildung schon im Spätherbst einsetzen kann, hat ja bereits A. Fischer bewiesen, indem er zeigen konnte, daß sofort mit dem Eintreten des Stärkeminimums, ja schon vorher durch Temperaturerhöhung Stärke zum Regenerieren gebracht werden kann. Ein der ersten von diesen beiden Ansichten sich nähernde Deutung vertritt A. Fischer, wenn er an der schon oben zitierten Stelle sagt: »Die periodisch sich ändernden erblichen Eigenschaften, welche wir voraussetzen möchten, bedürfen, um wirken zu können, einer bestimmten Veränderung der äußeren Verhältnisse, in diesem Falle einer Temperaturerniedrigung.« Fischer nimmt also auch an, daß bei erhöhter Temperatur die winterliche Stärkelösung unterbleibt, erklärt sie aber trotzdem für einen periodischen Prozeß, während die andere Deutung des Unterbleibens des winterlichen Stärkeminimums annimmt, auch bei erhöhter Temperatur gehe im Spätherbst der Stärkelösungsvorgang vor sich, nur werde seine Wirkung (= Zustandekommen des Stärkeminimums) aufgehoben durch den ihm entgegen verlaufenden Prozeß der Stärkeregeneration.

Zu den Versuchen ist übrigens noch folgendes zu bemerken: Vor allem fällt es auf, daß auch bei den Lindenbäumen, die sich in den ungeheizten Zimmern befanden, die Stärke nicht zum Schwinden kam, das heißt nur in geringem Maße und nur etwas mehr als bei den in den geheizten Zimmern stehenden Bäumen. Da, wie schon erwähnt, in den ungeheizten Zimmern wenigstens für kurze Zeit die Temperatur einigemal bis auf 0° sank und längere Zeit sich oft nicht über +5° C. erhob, so scheint es für das Erreichen eines herbstlichen Stärkeminimums nötig zu sein, daß sich die Temperatur längere Zeit unmittelbar um den Nullpunkt, vielleicht sogar unter 0° hält. Dafür sprechen auch die Befunde an *Tilia*-Ästen aus Palermo (siehe Versuche V).

Die Ansicht, daß in den Bäumen im ungeheizten Zimmer und in Palermo deshalb kein Stärkeminimum erreicht wird, weil der Stärkelösungsprozeß erst bei Temperaturen, die mehr oder weniger tief unter dem Nullpunkt liegen und die in beiden Fällen vermieden wurden, vor sich gehe, dürfte wenig Anklang finden. Ich sehe vielmehr in den hier besprochenen Tatsachen eine Stütze für meine früher vorgetragene Ansicht, daß das Unterbleiben des Stärkeminimums bei erhöhter Temperatur im Winter daraus zu erklären ist, daß dem auch bei Zimmertemperatur gemäß seinem periodischen Charakter verlaufenden Stärkelösungsprozeß der Vorgang der Stärkebildung entgegenläuft; letzterer wird aber erst bei Temperaturen unter oder unmittelbar um den Nullpunkt gehemmt, weshalb bei Temperaturen von etwa +5° C. noch kein absolutes Stärkeminimum zustande kommen kann.

Über die Veränderung im Fettgehalt der Lindenbäume während der Herbstversuche ist weniger zu sagen. Der Fettgehalt hat in allen Fällen, wenn auch meist nur wenig, zugenommen, und zwar bei erhöhter Temperatur, also unter anderen Verhältnissen als im Freien. Somit erweist sich in Übereinstimmung mit Niklewski's Untersuchungsergebnissen der Prozeß der Fettbildung auch im Herbst als ein periodischer Vorgang, der im wesentlichen unabhängig von der Temperatur verläuft. Daß die Fettgehaltzunahme in den bei erhöhter Temperatur sich befindenden Bäumen, in denen nur eine ganz

geringe Stärkelösung zu beobachten war, meist nicht so bedeutend ausfiel als in den Bäumen im Freien, in welchen die großen, im Herbst gespeicherten Stärkemengen gänzlich zur Lösung kommen, erscheint mir gar nicht verwunderlich. Zwar hat Niklewski gezeigt (und ich habe es bestätigen können), daß ein direkter Zusammenhang zwischen Stärkelösung und Fettbildung im Winter nicht besteht. Doch muß ein Zusammenhang, allerdings ein indirekter, doch bestehen, indem es sonst gänzlich unerklärlich wäre, woher das Material stammt, das die oft sehr bedeutende Fettgehaltzunahme im Winter ermöglicht; wenn demnach bei den Versuchsbäumen das winterliche Fettmaximum nicht ganz den Wert erreicht wie bei den Bäumen im Freien, so möchte ich das einfach damit erklären, daß infolge der verhinderten Stärkelösung das Material dazu fehlt. (Vergl. meine Angaben über den Fettgehalt von *Tilia*-Wurzeln im Winter, siehe spezieller Teil.) Außerdem kann wohl darauf hingewiesen werden, daß das bei der hohen Temperatur jedenfalls nicht unbedeutende Atmungsmaterial teilweise vielleicht den bereits (im Herbst) vorhandenen Fettmengen entstammt (der Stärkegehaltverlust ist ja oft so gering, daß möglicherweise der Atmungsbedarf damit nicht gedeckt erscheint), wodurch das geringere winterliche Fettmaximum dann seine Erklärung fände.

Hauptergebnis.

1. Im Spätherbst, respektive Winter kommt bei erhöhter Temperatur in *Tilia*-Bäumen kein Stärkeminimum zustande.

2. Im Spätherbst, respektive Winter erfolgt auch bei erhöhter Temperatur in *Tilia*-Bäumen eine — wenn auch geringe — Fettgehaltzunahme.

Zusammenfassende Bemerkungen über die Ergebnisse des experimentellen Teiles.

Um zu einer Übersicht und zum Verständnis der Stärkewandlungen im Laufe der ganze Jahresperiode zu gelangen, dürfte es gut sein, die von A. Fischer in seiner oft genannten Abhandlung aufgestellten acht Phasen aufzuzählen:

1. Das Stärkemaximum im Herbst,
2. die Stärkelösung im Spätherbst,
3. das Stärkeminimum im Winter,
4. die Stärkeregeneration im Frühjahr,
5. das Stärkemaximum im Frühjahr,
6. die Stärkelösung im Frühjahr,
7. das Stärkeminimum im Frühjahr,
8. die Stärkespeicherung im Sommer.

Hiemit sind die im Freien unter natürlichen Verhältnissen vor sich gehenden Stärkewandlungen treffend charakterisiert; im folgenden stelle ich dieser Übersicht A. Fischer's eine analoge zur Seite, die sich die Stärkewandlungen im Experiment (nach meinen Versuchsergebnissen) bezieht.

1. Im Herbst bei Temperaturerhöhung: Unterbleiben der Stärkelösung, eventuell Stärkeregeneration.

2. Im Winter:
   1. bei Temperaturerhöhung: Stärkeregeneration,
   2. bei sekundärer Temperaturerniedrigung: Stärkelösung.

3. Im Vorfrühling: selbst bei Temperaturerniedrigung (0°): Stärkeregeneration.

4. Im Juli und ersten Hälfte August: Bei winterlicher Temperatur: Keine Stärkelösung.

5. In der zweiten Hälfte August und im September: Bei winterlicher Temperatur: Stärkelösung.

In den Ästen der Bäume gehen zwei entgegengesetzt verlaufende Prozesse vor sich; erstens der Prozeß der Stärkebildung, zweitens der Prozeß der Stärkelösung. (Vergl. Butkewitsch 1909.[1])

Betrachten wir zunächst den Prozeß der **Stärkebildung** im Verlauf der Jahresperiode, und zwar: 1. unter normalen Bedingungen im Freien, 2. unter abnormalen Bedingungen im Experiment. Zweimal im Jahre sehen wir im Freien in den Fettbäumen Stärkebildung vor sich gehen, das

[1] W. Butkewitsch. Zur Frage der Umwandlung der Stärke in den Pflanzen und über den Nachweis der amyl. Enzyme. Botan. Zentralbl., 1909, Bd. 110, IV, 9, 217.

erstemal ziemlich rasch und kurze Zeit hindurch, nämlich etwa vom Anfang März bis Anfang April; diese Phase der Stärkebildung (gewöhnlich spricht man hier von Stärkeregeneration) bereitet dem Winterstärkeminimum ein Ende und führt zum Frühlingsstärkemaximum. Das zweitemal erfolgt Stärkebildung im Verlauf des ganzen Sommers, also etwa vom Mai bis zum September; die Reservestoffspeicher der Bäume werden von neuem gefüllt und es kommt zum herbstlichen Stärkemaximum. In der Natur kommt eine weitere Phase der Stärkebildung nicht vor; im Experiment konnte gezeigt werden (Winterversuche), daß im Vorwinter und Winter durch Temperaturerhöhung jederzeit Stärkebildung (Stärkeregeneration) hervorgerufen werden kann, daß also auch im Winter die Fähigkeit der Stärkebildung vorhanden sein muß. Diese ist im Winter jedoch unter natürlichen Verhältnissen bloß latent und an ihrer Wirksamkeit durch die Hemmung der niederen Temperatur gehindert. Daß im Vorwinter — Mitte November —, bevor noch das winterliche Stärkeminimum ganz erreicht ist, bei erhöhter Temperatur reichlich Stärkeregeneration eintritt, hat bereits Fischer gezeigt. Daß im Spätherbst bei Zimmertemperatur keine Stärkegehaltverminderung vor sich geht (Herbstversuche), erkläre ich damit, daß sofort auch schon im Spätherbst bei erhöhter Temperatur Stärkebildung stattfindet. Faßt man nun die Tatsachen, die sich aus der Beobachtung der Vorgänge unter natürlichen Verhältnissen im Freien ergaben, und die, welche die Resultate der Versuche klarlegten, zusammen, so scheint es, daß in den Fettbäumen das ganze Jahr hindurch die Fähigkeit der Stärkebildung (wenigstens latent) vorhanden ist, mit Ausnahme der ganz kurzen Zeit im Frühling (Ende April oder Anfang Mai), in der die Reservestoffe mobilisiert werden. Diese letzte auffallende Ausnahme läßt sich auf zweifache Weise erklären. Erstens ist es immerhin möglich, daß in dieser kurzen Zeit den Bäumen die Fähigkeit abgeht, Stärke zu bilden. Jedenfalls wäre dies sehr merkwürdig und vorläufig wenigstens höchstens einer teleologischen Erklärung zugänglich, indem man sagen könnte, es sei für die Bäume sehr zweckmäßig, daß sie gerade zur Zeit der Reservestoffmobilisierung den Prozeß, Stärke aus

Zucker zu bilden, unterdrücken können, weil, wären sie dazu nicht befähigt, zumindest sonst die Mobilisierung der Stärke äußerst verlangsamt und das Austreiben ungünstig beeinflußt würde.

Mir erscheint jedoch die zweite Erklärungsmöglichkeit viel wahrscheinlicher; demnach wäre auch in dieser Zeit die Fähigkeit, Stärke zu bilden, vorhanden, jedoch würde gerade in dieser Zeit in den Ästen der Prozeß der Stärkelösung so beschleunigt, daß dagegen der der Stärkebildung gar nicht aufkommen kann. (Über Beschleunigung der Verzuckerung von Stärke, z. B. durch Asparagin vgl. Effront »Die Diastase und ihre Rolle in der Praxis« nach Lidforss »Die wintergrüne Flora, p. 22).

Dieser zweiten Auffassung gemäß würde in den Fettbäumen das ganze Jahr hindurch die Fähigkeit, Stärke zu bilden, vorhanden sein.

Betrachten wir nun den Prozeß der **Stärkelösung** im Laufe der Jahresperiode, und zwar wieder unter normalen und abnormalen Verhältnissen (im Freien und im Experiment). Wir sehen ihn ebenso wie den der Stärkebildung zweimal im Jahr unter natürlichen Verhältnissen vor sich gehen, erstens einmal im Frühling bei der Mobilisierung der Reservestoffe, zweitens im Spätherbst, wo er dem herbstlichen Stärkemaximum ein Ende bereitet und zum winterlichen Stärkeminimum führt. Im Spätfrühling und Sommer geht im Freien in den Ästen der Vorgang der Stärkespeicherung vor sich, weshalb man wohl zur Annahme berechtigt ist, daß zu dieser Zeit keine Stärkelösung stattfindet; dafür sprechen auch die Ergebnisse der Sommerversuche, welche zeigen, daß in der ersten Hälfte des Sommers selbst bei winterlichen Temperaturen keine Lösung der Reservestärke in den Ästen erfolgt (vgl. auch die bekannte Tatsache, daß, während im Juni nach Entblätterung der Äste Austreiben erfolgt, diese im Juli, August erfolglos bleibt). In der zweiten Hälfte des Sommers und im Frühherbst wird — nach den Ergebnissen der Sommerversuche — bei niederen Temperaturen die Stärke gelöst, so daß zu dieser Zeit, will man nicht annehmen, daß erst durch den Einfluß der tiefen Temperatur die Fähigkeit der Stärke-

lösung hervorgerufen wurde, diese in den Ästen schon latent vorhanden war. Daß unter natürlichen Verhältnissen im Freien im Spätsommer keine Stärkelösung eingeleitet wird, läßt sich auf zweifache Weise erklären: Entweder sind irgendwelche Hemmungen vorhanden, die den Ablauf des Stärkelösungsprozesses verhindern und die erst im Spätherbst im Freien beseitigt werden, oder die Wirkung des zu dieser Zeit langsam beginnenden Prozesses der Stärkelösung wird aufgehoben durch den entgegengesetzt verlaufenden Prozeß der Stärkebildung, der im Spätsommer noch kräftig vor sich geht; wird letzterer Prozeß jedoch, wie dies in den Sommerexperimenten geschah und wie es im Winter im Freien erfolgt, durch die Einwirkung tiefer Temperatur gehemmt, so kommt die Stärkelösung zur Geltung. Im Winter ist unter natürlichen Verhältnissen von einer Stärkelösung nichts zu beobachten aus dem einfachen Grunde, weil keine Stärke mehr da ist, die gelöst werden könnte. Wird jedoch im Experiment durch Temperaturerhöhung Stärkeregeneration hervorgerufen und dann sekundär durch Rückversetzen in winterliche Temperaturen der Prozeß der Stärkebildung wieder gehemmt, so wird die regenerierte Stärke (wenn auch nur langsam, vgl. darüber A. Fischer) gelöst. Es ist also auch im Winter in den Ästen die Fähigkeit, Stärke zu lösen, vorhanden. Im Frühjahr erfolgt dann im Freien, aber auch im Experiment bei bloß 0° Stärkeregeneration. Besonders diese letzte, durch die Frühlingsversuche ermittelte Tatsache scheint mir darauf hinzuweisen, daß zu dieser Zeit die Fähigkeit der Stärkelösung fehlt (ebenso wie in der ersten Hälfte des Sommers), da man kaum annehmen kann, daß selbst bei 0° im Frühling der Stärkebildungsprozeß so schnell und stark verläuft, daß er gegen den entgegengesetzt verlaufenden Vorgang der Stärkelösung aufkommen könnte. (Keineswegs gegen diese Auffassung spricht die Tatsache, daß beim Frühtreiben der Stärkelösungsprozeß, durch den die Reservestärke mobilisiert wird, ungefähr gerade in dieser Zeit oder früher sich abspielt, da eben unter derartigen abnormalen Verhältnissen der ganze Vegetationsrhythmus geändert wird, ja sogar die Stärkemobilisierung in eine Zeit fällt [Winter], in der im Freien die Fähigkeit, Stärke zu lösen, wenn auch nur latent vorhanden

ist.) (Durch die eben dargelegte Annahme, daß im Vorfrühling keine Stärkelösung vor sich gehe, wird uns auch eine Möglichkeit in die Hand gegeben, die durch die Frühlingsversuche ermittelte auffallende Tatsache, daß im Frühling die untere Temperaturgrenze, bei der noch Stärke regeneriert wird, tiefer [0°] liegt als im Winter [+5° nach Fischer], ganz einfach zu erklären. Demnach wäre dieser Unterschied eigentlich bloß ein scheinbarer, indem auch im Winter bei 0° Stärke regeneriert wird, der Vorgang der Stärkeregeneration aber gegen den zu dieser Zeit noch sich abspielenden Prozeß der Stärkelösung nicht aufzukommen im stande ist und daher erst dann bei so niederer Temperatur [0°] zur Geltung kommt, wenn die Fähigkeit, Stärke zu lösen, erlischt: im Vorfrühling.)

Während ich also vom Prozeß der Stärkebildung behaupte, er könne das ganze Jahr hindurch vor sich gehen, bin ich der Meinung, im Gegensatz hierzu sei die Fähigkeit, Stärke zu lösen, nicht das ganze Jahr hindurch in den Ästen vorhanden, fehle ihnen vor allem in der ersten Sommerhälfte, wahrscheinlich aber auch in der Zeit der Frühlingsstärkeregeneration.

In zwei Phasen der Jahresperiode käme demnach den Fettbäumen die Fähigkeit zu, Stärke zu lösen: eine kurze Zeit im Frühling und die lange Zeit von Mitte August an bis tief in den Winter hinein. Demnach wäre der Prozeß der Stärkebildung, der das ganze Jahr vor sich geht oder gehen kann, kein periodischer und von der Temperatur wesentlich abhängig, indem tiefe Temperaturen für ihn als Hemmung in Betracht kommen, dagegen der Prozeß der Stärkelösung ein rein periodischer, der unabhängig von der Temperatur verläuft. (Vgl. darüber Müller-Thurgau's [1] bekannte Untersuchungen über das Süßwerden der Kartoffeln. Wenn im Herbst frisch ausgegrabene Knollen durch Temperaturerniedrigung nicht gleich zum Süßwerden gebracht werden können, sondern erst nach mindestens einmonatlichem Lagern, so kann man wohl daraus folgern, daß im Herbst die Fähigkeit, Stärke zu lösen,

---

[1] Müller-Thurgau, 1882, Landw. Jahrb., Bd. XI, p. 744; 1885, Bd. XV, p. 909.

noch nicht vorhanden ist und demnach auch hier der Stärkelösungsprozeß periodischen Charakters ist.)

(Anhangsweise sei hier noch erwähnt, daß durch die eben gemachten Annahmen eine bisher merkwürdigerweise wenig beachtete, aber sehr auffallende Tatsache eine ganz einfache Erklärung findet. Ich meine damit folgendes: Warum erscheint in den Fettbäumen zwischen dem winterlichen und dem Frühlingsstärkeminimum ein Stärkemaximum eingeschaltet, das doch wieder gleich rückgängig gemacht wird? Es liegt nahe, hier nach einer biologisch-teleologischen Erklärung Umschau zu halten, doch dürfte nicht leicht eine zu finden sein. Vielleicht aber kommt man auch ohne eine solche aus. Wenn, wie ich früher behauptete, das ganze Jahr hindurch den Bäumen die Fähigkeit, Stärke zu bilden, innewohnt, so wird natürlich die Folge davon sein, daß sofort, nachdem die durch tiefe Temperaturen [unter Null] geschaffene Hemmung im Frühling aufgehoben wird, die Stärkebildung [Regeneration] beginnt und zum Frühlingsstärkemaximum führt; erst durch die dann lebhaft auftretende Stärkelösung wird der Stärkebildung entgegengearbeitet, ja sogar das Stärkemaximum wieder gänzlich rückgängig gemacht. Demnach hätten alle diese Vorgänge und Zustände keinen »Zweck«, sondern wären bloß die Folge vor allem der ununterbrochenen Fähigkeit, Stärke zu bilden.)

Ist die oben vertretene Auffassung richtig, so wäre gerade durch den prinzipiellen Unterschied im Wesen der beiden Prozesse, Stärkebildung und Stärkelösung, den Bäumen die Möglichkeit geboten, stets zur rechten Zeit die nötigen Wandlungen im Stärkegehalt vor sich gehen zu lassen, oder es wäre doch wenigstens teilweise damit erklärt, wieso die beiden antagonistischen Prozesse, die sich ja in ein und derselben Zelle abspielen müssen, sich nicht fortwährend stören und in ihren Wirkungen nicht stets aufheben. Gewiß lassen sich, um dies zu erklären, auch andere Annahmen machen, besonders, daß die beiden Prozesse verschiedene Temperaturoptima, aber auch Minima und Maxima haben, und daß sich merkwürdigerweise diese Werte für jeden Prozeß im Laufe der Jahresperiode nicht unbedeutend verschieben und ändern. Wahrscheinlich

dürfte erst eine Kombination meiner früher ausgeführten Deutung mit dieser letzteren eine befriedigende Erklärung der Stärkewandlungen im Laufe der Jahresperiode geben.

(Daß alle diese Betrachtungen nur für die Fettbäume und auch da nur für den von *Tilia* repräsentierten Typus Geltung haben, braucht wohl kaum eigens bemerkt zu werden. Für die Stärkebäume, bei denen das Stärkemaximum — im Holz wenigstens — den Winter über unverändert bleibt, entfällt für die Holzstärke im Winter der Prozeß der Lösung und im Vorfrühling der der Regeneration. Aber auch für den Fettbaumtypus, wie ihn nach den Untersuchungen von L. Fabricius *Picea* vertritt, gelten ganz andere Regeln.)

Bemerkungen über die **Fettgehaltsschwankungen** im Laufe der Jahresperiode nach den Angaben früherer Autoren und den hier mitgeteilten Versuchsergebnissen lassen sich viel kürzer fassen. Nachdem A. Fischer den Eintritt des Fettmaximums bei *Tilia* im Winter beobachtet hatte, außerdem eine Verminderung des Fettgehaltes im Frühjahr gleichzeitig mit der Regeneration der Stärke (diese Verminderung überschätzte er allerdings unbedingt), war es für ihn naheliegend, sich den Prozeß der Fettbildung in Abhängigkeit von der Temperatur zu denken. 1905 wies dann Niklewski nach, daß der Prozeß der Fettbildung im Winter als ein von der Temperatur unabhängiger periodischer Vorgang aufzufassen ist; zu demselben Ergebnis gelangte ich auf Grund meiner Winterversuche. Meine Frühlingsversuche ergaben, daß im Frühling auch bei 0° eine wenn auch geringe Fettabnahme erfolgt, also bei einer Temperatur, bei welcher im Herbst die Fettgehaltzunahme erfolgt. In der ersten Hälfte des Sommers (siehe Sommerversuche) erfuhr der Fettgehalt auch bei Einwirkung winterlicher Temperatur keine Zunahme, was wohl der deutlichste Beweis dafür ist, daß der Prozeß der Fettbildung ein periodischer ist, der nicht zu jeder Zeit bei tiefer Temperatur stattfindet. (Allerdings angenommen, Fettbildung könne nur erfolgen, wenn Stärkelösung vorausgeht, so wird das oben erwähnte Argument entkräftet, indem bei Unterbleiben der Stärkelösung auch keine Fettbildung vor sich gehen kann.) In der zweiten Hälfte des Sommers und im Frühherbst erfolgt bei

winterlichen Temperaturen eine (geringe) Fettzunahme, doch ergeben die Resultate der Untersuchungen des speziellen Teiles, daß auch unter natürlichen Verhältnissen zu dieser Zeit Fettbildung vor sich geht. Schließlich zeigen die Herbstversuche, daß im Spätherbst der Fettgehalt auch bei erhöhter Temperatur zunimmt, was wiederum klar für den periodischen Charakter des Fettbildungsprozesses spricht. Demnach ergibt sich als Resultat dieser Betrachtungen, daß der Fettbildungsprozeß nicht nur für den Winter (Niklewski), sondern für die ganze Jahresperiode als ein im wesentlichen von der Temperatur unbeeinflußbarer periodischer Vorgang gelten muß.

Bevor ich die Resultate und Erwägungen des experimentellen Teiles kurz zusammenfasse, möchte ich einige Bemerkungen über den eventuellen Zusammenhang zwischen dem Prozeß der Stärkelösung und der **Ruheperiode**, respektive dem **Frühtreiben** der Bäume anführen. Es stehen sich bekanntlich in dieser Frage zwei schroffe Gegensätze gegenüber. Die erste Ansicht, als deren Begründer und Hauptvertreter Müller-Thurgau [1] gelten kann, behauptet, daß die Ruheperiode in vielen Fällen bedingt ist durch eine Art Hungerzustand, nämlich durch Zuckermangel, die zweite, welche besonders Johannsen [2] verficht, daß die Ruhe nicht durch Zuckermangel erzwungen ist, sondern aus inneren Gründen eintritt. Zu dieser Frage möchte ich bloß folgende Tatsachen kurz mitteilen. Es ist längst bekannt, daß man meist erst vom Dezember, Zeit des Stärkeminimums, durch Temperaturerhöhung mit Erfolg treiben kann. (Molisch [3] berichtet z. B. darüber wie folgt: »Schneidet man Zweige der Linde *(Tilia parvifolia)* anfangs Oktober unmittelbar nach dem herbstlichen Laubfall ab, stellt sie in ein Glas Wasser und bringt sie in ein Warmhaus, so treiben die Knospen, obwohl sie sich hier unter günstigen Wachstumsbedingungen befinden,

---

1 Müller-Thurgau, Beitrag zur Erklärung der Ruheperiode der Pflanzen. Landw. Jahrb., XIV, 1885.

2 Johannsen 1900, Das Ätherverfahren beim Frühtreiben. Fischer, Jena.

3 Molisch 1909, Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen. Fischer, Jena.

selbst anfangs März noch nicht aus.«) Meine bei den Herbstversuchen verwendeten Lindenbäume, bei welchen kein winterliches Stärkemaximum zur Ausbildung kam, trieben, obwohl sie bis zum Frühling sich bei erhöhter Temperatur befanden, keinesfalls früher als *Tilia* im Freien aus, einige sogar bedeutend später (Anfang Juni!). Ein gleichalter Lindenbaum, der Mitte Dezember zur Zeit des Stärkeminimums ins Zimmer zu den übrigen gestellt wurde, entwickelte schon Mitte Jänner Blätter. (Erwähnt sei ferner, daß ich die großen Lindenbäume im botanischen Garten zu Palermo [die nach meinen Untersuchungen im Winter kein absolutes Stärkeminimum aufweisen] 1908 noch Ende März [also bei Temperaturen, wie sie bei uns anfangs Juni vorkommen] vollkommen kahl fand mit gänzlich unentwickelten Knospen.) Schließlich ist auch schon ziemlich lange bekannt (Wiesner 1889,[1] Howard 1906 [2]), daß durch Frostwirkung die Ruheperiode abgekürzt wird.

Da unter dem Einfluß der Kälte im Winter bei den Fettbäumen in Holz und Rinde, bei den Stärkebäumen in der Rinde der Stärkegehalt gänzlich schwindet, bei erhöhter Temperatur keine Stärkelösung vor sich geht, so ist es sehr naheliegend, im Zustandekommen des Stärkeminimums einen für die Dauer der Ruheperiode wichtigen Vorgang zu erblicken. (Verzögerung des Austreibens bei Unterbleiben des Stärkeminimums!) (Vgl. Jost.[3])

Zusammenfassung der Ergebnisse des experimentellen Teiles.

1. Im Winter erfolgt:

1. bei Temperaturerhöhung { Stärkeregeneration, keine Fettlösung,

2. bei sekundärer Temperaturerniedrigung { Stärkelösung, keine Fettgehaltvermehrung.

---

1 Wiesner 1889, Österr. botan. Zeitschr. 1889, Nr. 3. Zur Erklärung der wechselnden Geschwindigkeit des Vegetationsrhythmus.

2 Howard 1906, Diss. Halle a. S., Untersuchungen über die Winterruheperiode der Pflanzen.

3 Jost 1908, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, p. 420.

2. Im Vorfrühling erfolgt selbst bei 0°	Stärkeregeneration, geringe Fettlösung.
3. In der ersten Sommerhälfte erfolgt bei winterlichen Temperaturen	keine Stärkelösung, keine Fettgehalterhöhung.
4. In der zweiten Sommerhälfte erfolgt bei winterlichen Temperaturen	Stärkelösung, Fettgehalterhöhung.
5. Im Spätherbst erfolgt bei erhöhter Temperatur	keine Stärkelösung, geringe Fettgehaltvermehrung.

Aus diesen durch die Versuche ermittelten Tatsachen scheint sich mir folgendes zu ergeben:

1. Der Prozeß der Stärkebildung in den Ästen der Fettbäume *(Tilia)* ist **kein** periodischer; die Fähigkeit dazu ist vielmehr das ganze Jahr hindurch vorhanden. Niedere Temperaturen wirken hemmend auf den Verlauf dieses Vorganges.

2. Der Prozeß der Stärkelösung ist als ein **periodischer** aufzufassen. Die Fähigkeit dazu fehlt in der ersten Sommerhälfte (und wahrscheinlich auch zur Zeit der Frühlingsstärkeregeneration). Die Temperatur hat auf diesen Vorgang keinen wesentlichen Einfluß.

3. Der Prozeß der Fettbildung und -lösung im Verlauf des ganzen Jahres ist ein periodischer. Die Temperatur ändert nichts an seiner Verlaufsrichtung.

Spezieller Teil.

I. Tilia.

Bei A. Fischer finden sich über die Fett- und Stärkewandlungen bei *Tilia* während der ganzen Jahresperiode ziemlich ausführliche Angaben, weshalb hier von meinen Untersuchungen an Linden nur diejenigen angeführt werden, welche die Ergebnisse Fischer's ergänzen. Ein Unterschied in Stärke- und Fettgehalt und dessen Wandlungen zwischen

Tilia cordata (Winterlinde) und *Tilia platyphylla* (Sommerlinde) wurde nicht gefunden, weshalb bei den jeweiligen Angaben nicht eigens erwähnt zu werden braucht, auf welche der beiden Spezies sie sich beziehen. Auch *Tilia tomentosa* scheint sich — wenigstens so viel ich beobachtet habe — ebenso wie die beiden anderen Arten zu verhalten.

Um die Angaben übersichtlicher zu gestalten, benütze ich im speziellen Teil besonders bei *Tilia* und *Aesculus* ausnahmsweise eine Skala, und zwar bedeutet (wie bei Fabricius):

0 = ohne Stärke,	beziehungsweise Fett.
I = wenig Stärke,	
II = mäßig viel Stärke,	
III = viel Stärke,	
IV = sehr viel Stärke,	
V = strotzend voll Stärke,	

Jänner.

8. Jänner 1909. Jüngere als 10 Jahre alte Äste. Stärke 0, Fett IV.

8. Jänner 1909. Ältere als 10 Jahre alte Äste. Stärke II, Fett IV bis V.

Ältere Stammteile sind demnach auch bei lang andauernder Kälte nicht stärkefrei; am meisten Stärke in den verbreiterten Rindenmarkstrahlen (und zwar in deren Mitte), ferner in den grünen Zellschichten der primären Rinde; bedeutend weniger im Holz. Fischer scheint dies nicht beobachtet zu haben.

17. Jänner 1909. Stärke 0, Fett II, in der Cambiumzone IV.

Bei solchen ausnahmsweise fettarmen Ästen tritt der fast stets besonders große Fettreichtum der Cambiumzone deutlich hervor.

19. Jänner 1909. Zweijähriger Ast. Stärke 0, Fett II, Cambiumzone IV.

31. Jänner 1909. Einjähriger Ast; Stärke 0, Fett IV.

Februar.

14. Februar 1909. Zirka 20jähriger Stamm. Fett V. Rindenmarkstrahlen Stärke II, Holz Stärke I.

März.

3. März 1908. Fett V, Stärke 0.

25. März 1908. Stärke II bis III, Fett IV.

28. März 1908. Ebenso.

April.

17. April 1908. Holz Fett IV, Rinde Stärke III.

20. April 1908. Holz Fett III, Rinde Fett I.

25. April 1908. Fett III, Stärke IV.

28. April 1908. Fett in den Rindenmarkstrahlen I, sonst IV.

Mai.

12. Mai 1908. Fett III bis IV, im Mark IV.

20. Mai 1908. Zweijähriger Ast, Fett und Stärke III.

26. Mai 1908. Fett II bis III.

Juni.

5. Juni 1908. Fett IV, im Mark V!

27. Juni 1908. Zweijähriger Teil eines Astes, Fett III bis IV, Stärke II bis III.

Zehnjähriger Teil desselben Astes; gleiches Verhältnis zwischen Stärke und Fett, nur etwas mehr von beiden.

Juli.

4. Juli 1908. Fett III, Rinde Stärke IV.

11. Juli 1908. Fett und Stärke III.

26. Juli 1908. Rinde Stärke IV, Fett II bis I; Holz Stärke und Fett II.

August.

7. August 1908. Fett IV!

10. August 1908. Fett IV!

22. August 1908. *Tilia*-Äste aus Bozen Fett III bis IV.

Also nicht etwa nur in Salzburg in Lindenästen im Sommer viel Fett.

28. August 1908. Fett III, im Mark IV.

September.

6. September 1908. Fett III, Stärke IV bis V.

8. September 1908. Fett III, Stärke V.

10. September 1908. Fett II!

10. September 1908. Fett IV!

26. September 1908. Fett III, Stärke V.

Oktober.

11. Oktober 1908. Fett III, Stärke II bis III.

17. Oktober 1908. 3-, 4-, 5-, 7-, 8-, 12jähriger Teil ein und desselben Astes; alle zeigen so ziemlich die gleichen Reservestoffverhältnisse, Fett III, Stärke II.

24. Oktober 1908. Stärke III, Fett I, in der Cambiumzone III.

26. Oktober 1908. Fett IV.

November.

7. November 1908. Fett V, Stärke I.

12. November 1908. Fett III, Rindenmarkstrahlen Stärke III, sonst I bis II.

25. November 1908. Fett IV, Stärke I bis 0.

Dezember.

5. Dezember 1908. Fett V, Stärke 0, nur in den Rindenmarkstrahlen 0 bis I.

15. Dezember 1908. Fett IV, Rinde Stärke II, sonst 0 bis I.

29. Dezember 1908. Fett III, Stärke 0.

Schon aus dieser kurzen Auswahl von Daten sind deutlich zwei wichtige Tatsachen zu ersehen:

1. Auch im Sommer ist oft sehr viel Fett vorhanden.

2. Der Fettgehalt ist großen individuellen Schwankungen unterworfen.

Ad 1. Es kann gar nicht die Rede davon sein, daß im Sommer der Fettgehalt regelmäßig ein minimaler sei oder daß gar etwa, wie A. Fischer behauptet, in jungen Ästen wenigstens das Fett im Frühling vollständig in Stärke zurückverwandelt wird. Für alte Stämme (25jährige) gibt Fischer

selbst an, daß in diesen auch im Sommer reichlich Fett vorhanden sei; ich konnte nun dasselbe auch für junge Äste, selbst für einjährige (siehe weiter unten) für alle Zeiten des Sommers wiederholt nachweisen. Daß andrerseits ebenso oft in allen Sommermonaten *Tilia*-Äste mit mehr oder weniger geringem Fettgehalt zur Beobachtung kamen (niemals übrigens solche, denen Fett vollständig fehlte), ändert an der eben erwähnten Tatsache gar nichts; wahrscheinlich wird der Fettgehalt der im Sommer fettarmen Äste auch im Winter kein sehr bedeutender gewesen sein.

Ad 2. Der Fettgehalt der Äste verschiedener Bäume ist besonders im Sommer (aber auch im Winter) sehr verschieden, so daß sich zu jeder Zeit des Sommers die beiden Extreme beobachten lassen: Lindenäste mit sehr viel Fett und Lindenäste mit sehr wenig Fett. Während in reservestoffreichen Bäumen im Frühling nur ein geringer Teil der vorhandenen Fettmengen mobilisiert wird (ungefähr soviel, um wieviel im Herbst zur Zeit der Stärkelösung der Fettgehalt zugenommen hat), der Hauptteil jedoch unverändert für Zeiten der Not gespeichert bleibt, wird in reservestoffarmen Bäumen im Frühling fast der gesamte Fettgehalt mobilisiert. Woher aber kommt bei reservestoffreichen Bäumen der Fettgehaltüberschuß und wann wird er gebildet? Darüber lassen sich wegen der großen individuellen Schwankungen im Fettgehalt mehrjähriger Äste nur Vermutungen äußern. Nachstehende Untersuchungen einjähriger Zweige und von Keimlingen scheinen dafür zu sprechen, daß bereits während des Sommers die Vermehrung des Fettgehaltes einsetzt.

Der Fettgehalt einjähriger Zweige von Tilia.

23. April 1909. Ein vier Wochen alter heuriger grüner Trieb, der an einem im Zimmer (Temperaturminimum +15° C.) stehenden Lindenbaum zur Ausbildung kam.

Fett: In den peripheren Rindenteilen ziemlich große Fetttropfen; auch der Weichbast erscheint mäßig fettreich, doch sind hier die Fetttropfen sehr klein. Das Holz ist fast völlig stärke- und fettfrei, nur die Zellen der Markkrone sind relativ fettreich. Auch im Mark ist Fett vorhanden. Diese Angaben

gelten nicht bloß für die ältesten Teile der heurigen Triebe, die unmittelbar an den vorigjährigen Astteil grenzen, sondern ebenso für die allerjüngsten ganz dünnen Teile, ja selbst für Blattstiele und Blattnerven.

Stärke: ist überall dort vorhanden, wo sich Fett beobachten läßt, jedoch ziemlich bis sehr wenig, fast gar keine im Weichbast. In mit Jod gefärbten Querschnitten fallen drei Stärkeringe auf, in denen sich also relativ am meisten Stärke findet:

1. einer unterhalb der Epidermis, 2. einer unmittelbar außerhalb des Bastes, 3. einer in der Markkrone.

28. Mai 1909. Rinde und Holzmarkstrahlen Fett II bis III, Mark III.

27. Juni 1909. Rindenmarkstrahlen Fett III, Stärke II, übrige Rinde Fett II, Markkrone und Mark Fett III bis IV, Stärke II.

10. August 1908. Der Fettgehalt der einjährigen Zweige hat gegenüber dem Frühling bedeutend zugenommen, auch im Holz schon Fett IV!

28. November 1908. Fett IV. Daß der Fettgehalt im November und dann später im Winter bedeutend ist, braucht hier wohl nicht erwähnt zu werden.

Aus diesen Beobachtungen glaube ich schließen zu können, daß der Prozeß der Fettbildung nicht im Spätherbst einsetzt, sondern den ganzen Sommer gleichzeitig mit der Stärkebildung vor sich geht; demnach werden im ganzen Sommer die Assimilationsprodukte bei *Tilia* nicht allein in Form von Stärke als Reservestoff im Stamm deponiert, sondern gleich auch ein Teil in Form von Fett. Dafür spricht unter anderem besonders die Tatsache, daß in einjährigen Ästen der Fettgehalt im Verlauf des Sommers stetig zunimmt.

Das gleiche scheint mir aus den Befunden an *Tilia*-Keimlingen hervorzugehen.

5. Juni 1909. *Tilia*-Keimlinge nur mit den beiden Keimblättern (Assimilationsorgane). Ziemlich zahlreiche Fetttropfen im Rindenparenchym (besonders unmittelbar unter der Epidermis), ferner im Weichbast und in der Markscheide.

Stärke 0. Der Keimblattstiel enthält Fett 0, dagegen in der an das Phloem grenzenden Stärkescheide Stärke III.

6. Juni 1909. *Tilia*-Keimlinge, außer den beiden Keimblättern mit einem wohl ausgebildeten Laubblatt, also etwas älteres Entwicklungsstadium.

Entschieden fettreicher als die eben beschriebenen jüngeren Stadien. Stärke 0, nur im Phloem 0 bis I.

Auch hier halte ich das vorhandene Fett für entstanden aus den in den jungen Stamm eingeleiteten, frisch assimilierten Baustoffen und nicht aus dem Samenendosperm entnommenen Reservestoffen. (Dafür spricht, daß die Frucht, nachdem einmal die Keimblätter zur Entwicklung gekommen sind, mit dem Keimling gar nicht mehr in Verbindung steht und daß, je älter die Keimlinge sind, je länger sie also bereits assimilieren, desto mehr Fett sich in denselben vorfindet.)

Auffallend ist, daß in den Keimlingen die frischen Assimilate zuerst in Form von Fett im jungen Stamm deponiert werden und nicht oder erst in zweiter Linie (weil weniger) in Form von Stärke. (Leider konnten die Verhältnisse an Keimlingen wegen Abschlusses der Arbeit nicht bis in den Sommer, respektive Herbst hinein verfolgt werden.)

Als Hauptergebnis dieser Untersuchung an **einjährigen** Ästen und **Keimlingen** ist anzuführen: Der Fettbildungsprozeß setzt bereits im Frühling ein und geht (bei einjährigen Ästen wenigstens) den ganzen Sommer über vor sich, beginnt also nicht erst im Spätherbst zur Zeit der Stärkelösung.

Zum Schluß seien noch angeführt die nicht uninteressanten Ergebnisse der Untersuchungen an *Tilia*-**Wurzeln**, besonders in der Winterperiode.

(Leider war es mir gerade im Winter nicht möglich, Wurzeln aus größeren Tiefen zu bekommen und beziehen sich daher alle folgenden Angaben auf junge, meist nicht über 5 Jahre alte Wurzeln aus sehr geringen Bodentiefen.)

30. Jänner 1908. Stärke III, Fett I.

2. Februar 1908. Stärke IV, Fett 0 bis I.

3. März 1908. Stärke IV, Fett II bis III.

5. Februar 1908. Elfjährige Wurzel Stärke V, Rinde Fett 0 bis I, Holz Fett II.

26. März 1908. Freiliegende Wurzel Fett IV bis V, Stärke II.

13. Mai 1908. Stärke III, Fett II.

21. Mai 1908. Stärke III, Fett III.

4. Juli 1908. Stärke IV, Fett II.

3. Oktober 1908. Stärke V, Fett in der Rinde 0, im Holz 0 bis I.

28. November 1908. Freiliegende Wurzel: Rinde Stärke 0 bis I, Fett IV, Holz Stärke III, Fett III.

15. Dezember 1908. Fett und Stärke III.

Es seien noch einige mit *Tilia*-Wurzeln angestellte Versuche angeführt:

1. *Tilia*-Wurzel vom 28. November bis 11. Dezember im Kühlapparat »Frigo« bei —15° bis +2° C. Keine merkliche Stärkeabnahme und Fettzunahme.

2. *Tilia*-Wurzel von 4. März bis zum 20. März bei —4°. Keine Stärkeabnahme, keine Fettzunahme.

3. *Tilia*-Wurzel, ausgegraben vom 16. Dezember bis 8. Jänner 1909 im Freien (bei bis zu —10° C.). Keine merkliche Stärkeabnahme oder Fettzunahme.

4. *Tilia*-Wurzel vom 4. Dezember bis 28. Dezember, ausgegraben im Freien. Geringe Fettzunahme, Stärkeabnahme nur im Holz deutlich.

Schon aus dieser kurzen Auswahl der untersuchten Fälle geht deutlich hervor, daß die Lindenwurzeln im Winter sehr stärkereich sind und bedeutend weniger Fett enthalten als die Äste. Dieses Verhältnis der beiden Reservestoffe bleibt in den Wurzeln das ganze Jahr über ziemlich gleich bestehen, höchstens daß im Frühherbst der Stärkereichtum noch größer ist als im Winter. Ferner ist hervorzuheben, daß freiliegende Wurzeln (die sich gewiß schon jahrelang in dieser unnatürlichen Lage befinden, wie ich solche an einem abgegrabenen Weg auf dem Leopoldsberg bei Wien fand) im Winter stets viel fettreicher und stärkeärmer als in der Erde befindliche sich erweisen. Der Fettreichtum erreicht bei diesen oft dieselbe Höhe wie in den oberirdischen Stämmen und die

Stärke kommt besonders in der Rinde stark zum Schwinden. Dagegen konnte bei ausgegrabenen Wurzeln, die winterlichen Temperaturen im Freien ausgesetzt wurden, keine oder nur sehr geringe Stärkelösung (Fettzunahme) erzielt werden. Ob dies daran liegt, daß zu tiefe Temperaturen zur Anwendung kamen (meist unter 0°), bei denen keine Stärkelösung mehr möglich ist, bleibt unentschieden.

Eine ganz andere Frage ist es, warum überhaupt in den Wurzeln im Gegensatz zu den Ästen im Winter keine wesentliche Stärkelösung vor sich geht. Dafür kann man etwa folgende Gründe angeben: 1. Der Temperaturunterschied im Boden und in der Luft. (Bei den sehr geringen Bodentiefen, aus denen die Wurzeln entnommen wurden [1 bis 2 *dm*] kann allerdings der Unterschied nicht allzu groß sein.)

2. Unterschied im Wasserbedarf (Transpirationsverlust) von Wurzel und Ast. Vgl. darüber die Schlußbemerkungen über die biologische Bedeutung der Fettbildung.

3. Nach Erwägungen G. Haberlandt's[1] wäre es auch möglich, daß in »unterirdischen Speicherorganen« wegen Mangel an Sauerstoff die Fettbildung unterbleibt. Warum aber die Stärkelösung nicht vor sich geht, läßt sich dadurch wohl schwer erklären.

Hauptergebnisse der Untersuchungen an *Tilia*-Wurzel:

1. In *Tilia*-Wurzeln erfolgt im Winter keine Stärkelösung und keine Fettgehalterhöhung (in der Erde).

2. In freiliegenden Wurzeln ist im Winter ungefähr ebensoviel Fett vorhanden als in den Ästen; der Stärkegehalt ist gering.

II. Betula.

Über die Reservestoffwandlungen von *Betula* kann ich mich viel kürzer fassen, da sie, wie ich hier gleich betonen will, im allgemeinen vollkommen ebenso verlaufen wie bei *Tilia*. Hervorzuheben wäre bloß folgendes:

1. Bei *Betula* im Gegensatz zu *Tilia* ist im Winter auch in jüngeren Ästen (besonders in den Holzmarkstrahlen) mehr

---

[1] G. Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanat., III. Aufl., 1904, p. 375.

oder weniger viel Stärke vorhanden. Also Stärkelösung keine vollständige.

2. Der Fettgehalt wächst bei *Betula* wohl niemals zu solchen Mengen an, wie sie bei *Tilia* im Winter oft vorkommen. Also *Betula* fettärmer als *Tilia*.

3. Ebenso wie bei *Tilia* ist auch bei *Betula* im Winter der Stärkegehalt viel größer und der Fettgehalt geringer in den Wurzeln als im Stamm.

Einige spezielle Angaben sollen das Gesagte illustrieren:

19. Jänner 1908. Vierjähriger Astteil, Rinde Stärke 0 bis I, Fett II; Holz Stärke II bis III, Fett III.

26. Mai 1908. Fett II, im Mark III.

10. August 1908. Fett III!!

8. September 1908. Holz Fett III, Rinde Fett I.

17. Oktober 1908. Holz Fett III, Rinde II bis I.

12. Dezember 1908. { 1. Ast Fett IV, Stärke I.
2. Wurzel Fett I, Stärke IV.

III. Populus.

A. Fischer sagt auf p. 93 seiner oft genannten Arbeit: »Zu den Fettbäumen würden bei genauerer Untersuchung noch *Alnus*, *Populus*-Arten und *Robinia* kommen.«

Nach meinen Untersuchungen steht besonders *Populus tremula* im Winter an Fettgehalt keinesfalls *Tilia* nach, vielmehr wurden bei dieser Pappelart oft in jüngeren Zweigen so große Fettmassen gefunden, wie sie bei *Tilia* gewöhnlich nur in älteren Stämmen auftreten. Dem winterlichen Fettgehalt nach reiht sich an *Populus tremula Populus alba*, bei welcher im Winter besonders im Holz sehr viel Fett gefunden wurde, zuletzt *Populus nigra*, die sich wiederholt auch im Winter als ziemlich fettarm erwies. Eine weitere *Populus*-Art untersuchte Karl Schmidt,[1] nämlich *Populus balsamifera*, für die er im Winter keine Stärke, trotzdem aber nur sehr wenig Fett angibt. Leider sagt der Verfasser nichts über eventuelles Vorkommen von Reservezellulose bei dieser *Populus*-Art; bei den von mir

[1] Karl Schmidt 1909. Botan. Zeitg., 67. Jahrg., IV, 10. Über Stärke- und Fettbäume.

untersuchten Arten konnte ich meist typische Reservezellulose im Holzparenchym finden (vgl. Leclerc 1904,[1] Schellenberg 1905[2]).

Da ich es für möglich halte, daß Fett und Reservezellulose sich vertreten können (siehe Schlußbetrachtungen), wäre es mir interessant zu wissen, ob bei *Populus balsamifera* vielleicht (anstatt Fett) besonders reichlich Reservezellulose gebildet wird. Die Angabe von Suroz,[3] daß bei *Populus* nach Erreichung des Ölmaximums eine Ölwanderung in die dickeren Stammteile erfolgt bis zum völligen Schwinden des Öles in den dünneren Zweigen, konnte ich nicht bestätigt finden, indem ich stets beobachtete, daß bei *Populus* auch junge Äste im Winter reichlich Fett enthalten. (Als anatomische Merkwürdigkeit sei erwähnt, daß in den häufig vorkommenden Thyllen [Molisch 1888[4]] besonders im Winter viel Fett enthalten ist; oft sind dieselben ganz mit Fetttropfen erfüllt. [Vgl. auch meine Angaben über Fettgehalt der Thyllen bei *Aesculus* und *Loranthus*.] Bisher scheinen in den Thyllen als Reservestoffe nur Kohlehydrate gefunden worden zu sein [Molisch 1888 und H. v. Alten 1909[5]]; übrigens ist das Vorkommen von Fett in den Thyllen gar nicht auffallend, sondern bloß die Folge des Fettgehaltes der Holzparenchymzellen, von denen die Thyllen ja bloß eine Ausstülpung, also einen Teil darstellen.)

Im allgemeinen verhalten sich die von mir untersuchten *Populus*-Arten, besonders *Populus tremula*, genau so wie *Tilia*.

Im Winter: Stärkeminimum, und zwar gänzliches Fehlen der Stärke oder bloß minimale Reste in der Rinde vorhanden, Fettmaximum. Im Frühling: Fettgehaltverminderung, Stärke-

---

1 Leclerc 1904, Rev. gén. de bot., Bd. XVI, p. 341.

2 Schellenberg 1905, Ber. bot. Ges., Bd. XXIII, p. 36, Über Hemizellulosen als Reservestoffe bei unseren Waldbäumen.

3 Suroz J., Öl als Reservestoff der Bäume, Bot. Zentralbl., Beih. 1891, p. 342.

4 Molisch, »Zur Kenntnis der Thyllen.« Akad. Sitzungsberichte, Bd. XCVII, I. Abt., 1888.

5 H. v. Alten, Kritische Bemerkungen und neue Ansichten über Thyllen, Botan. Zeitg., 67. Jahrg., I. Abt., Heft 1, 1909.

regeneration. Im Sommer: mehr oder weniger viel Fett vorhanden. Im Herbst: Stärkemaximum; im Spätherbst: Stärkelösung, Fettgehaltzunahme. Im Winter kann wie bei *Tilia* durch Temperaturerhöhung jederzeit Stärkeregeneration erzielt werden.

25. Jänner 1908. *Populus alba:* Fett IV, in Holzmarkstrahlen und Markkrone V.

17. Februar 1908. *P. tremula:* Fett V. In der Rinde Stärkereste.

28. Februar 1909. *P. alba:* 20jähriger Ast, Rinde Fett IV. Holz und Cambiumzone Fett V. Thyllen mit Fett dicht erfüllt.

2. März 1909. *P. nigra:* sehr wenig Fett.

10. Mai 1909. *P. tremula:* Fett III.

10. August 1909. Ebenso.

17. Oktober 1909. *P. tremula:* Stärke IV bis V, Fett II bis III.

5. Dezember und 11. Dezember 1909. *P. tremula*: Fett V.

Es sei noch eigens erwähnt, daß *Populus tremula* (und *alba*) infolge des großen winterlichen Fettgehaltes und des vollständigen (oder fast vollständigen) Fehlens der Stärke im Winter als Fettbaum im Sinne Fischer's *Tilia* viel näher steht als *Betula* (geringerer Fettgehalt, Vorhandensein von Stärke im Winter), die bisher gewöhnlich bei Aufzählung der Fettbäume nach *Tilia* an zweiter Stelle genannt wurde.

IV. Fagus.

Jonescu[1] gibt an, in der zweiten Hälfte des Mai bei *Fagus silvatica* im Holz viel Fett gefunden zu haben, während im März und April nur Stärke gespeichert gewesen sei. Dabei gehört *Fagus* zu den typischen Stärkebäumen im Sinne Fischer's, da der Stärkegehalt des Holzes im Winter eine kaum merkliche Verminderung erfährt und der winterliche Fettgehalt sehr gering ist. Durch diese auffallenden Angaben Jonescu's sah ich mich veranlaßt, besonders im Frühling den Fettgehalt von *Fagus* genau zu untersuchen.

2. März 1908. Rinde Fett I. Holz Fett 0 bis I. Cambiumzone Fett II bis III.

---

[1] Jonescu, Ber. botan. Ges., Bd. XII, 1894.

20. März 1908. Holz und Rinde Fett II.

24. März 1908. Fett III. Zahlreiche zu dieser Zeit untersuchte Äste zeigen, daß Ende März entschieden das (natürlich nur relative) Fettmaximum bei *Fagus* erreicht wird. Die ganze Rinde, besonders aber die primäre Rinde, die Cambiumzone und die Rindenmarkstrahlen sind für *Fagus* wenigstens recht fettreich. Auch das Holz ist relativ fettreich, besonders in den Markstrahlen.

8. Mai 1908. Fett I.

15. Mai 1908. Fett I.

28. Mai 1908. Fett I, in der primären Rinde II.

5. Juni 1908. Fett I, im Holz fast 0.

1. Juli 1908. Fett fast 0.

24. November 1908. Rinde Fett I, Holz Fett I bis II.

29. Dezember 1908. Rinde Fett II, im Holz 0 bis I.

Ergebnis:

1. Im Winter nicht mehr Fett vorhanden als im Sommer.
2. Relatives Fettmaximum Ende März (nach Jonescu im Mai).
3. Fettgehalt von *Fagus* selbst zur Zeit des Fettmaximums im Vergleich zu dem von *Tilia* oder *Populus* sehr gering.

Auf Grund der letzten Tatsache möchte ich der Beobachtung eines Fettmaximums im Frühling bei *Fagus* keine allzugroße Bedeutung beimessen, da die hier klargelegten Verhältnisse mit den gewaltigen Reservestoffwandlungen bei *Tilia* im Winter wohl überhaupt gar nicht verglichen werden können. Trotzdem ist die Tatsache des wenn auch nur relativen Fettmaximums im Frühling sehr merkwürdig und entbehrt vorläufig jeder Erklärung.

Was die Differenzen zwischen den Angaben von Jonescu und den meinen betrifft (Jonescu findet das Fettmaximum im Mai und im März kein [= wohl sehr wenig] Fett, ich finde das Fettmaximum im März und wenig Fett im Mai), so wären dieselben sehr interessant, wenn man daraus schließen könnte, daß *Fagus* (mein Material stammt aus Salzburg) an verschiedenen Standorten zu verschiedenen Zeiten sein Fettmaximum erreiche.

V. Robinia.

Wie für *Populus* gibt A. Fischer auch für *Robinia* an, daß sie nach genauerer Untersuchung zu den Fettbäumen zu rechnen sein dürfte; während ich diese Vermutung Fischer's für *Populus* vollauf bestätigen konnte, kann ich den Ergebnissen meiner Fettgehaltprüfung nach *Robinia pseudacacia* keinesfalls zu den Fettbäumen stellen. Es sei auch erwähnt, daß Karl Schmidt 1909 für *Robinia viscosa* im Winter ziemlich viel Stärke angibt.

17. Dezember 1908. Rinde mäßig viel Fett; sehr fettreich nur die Cambiumzone. Stärke I bis 0. Holz: Stärke IV, Fett fast 0.

26. Dezember 1908. Ebenso (etwas mehr Fett).

31. Dezember 1907. Rindenmarkstrahlen und Cambiumzone Fett III. Rinde Stärke fast 0. Holz: Fett 0 bis I, Stärke IV.

5. Jänner 1909. Rinde Fett II. Cambiumzone Fett III. Holzmarkstrahlen Fett fast 0, Stärke IV.

23. Februar 1909. Zirka 15jähriger Stamm. Rinde Fett III. Rindenmarkstrahlen Fett IV bis V. Rinde Stärke fast 0. Holz: Stärke IV, Fett I.

29. Mai 1908. Rinde Fett III bis IV!!, Stärke I.

Entschieden mehr Fett als in gleich alten Ästen im Winter. Auch im Holz etwas mehr Fett als im Winter, aber immer noch wenig.

Leider fehlen mir die Untersuchungen im Sommer und Herbst.

Robinia Wurzel, 18. Dezember 1908. Rinde fettärmer als im Stamm; fettarm; stärkereich. Holz massenhaft Stärke, wenig Fett.

Also auch hier wie bei *Populus*, *Tilia* und *Betula* die Wurzel im Winter stärkereicher und fettärmer (wenigstens in der Rinde) als der Stamm. (Vergl. Angaben von Fabricius über den Stärkegehalt der *Picea*-Wurzel im Winter.)

Demnach ist *Robinia* sicher **nicht** zu den Fettbäumen zu zählen (weil im Winter im Holz der Stärkegehalt kaum vermindert wird, jedenfalls aber im Holz nur sehr wenig Fett vorhanden ist).

(Was meine auffallende Beobachtung eines relativen Fettmaximums bei *Robinia* Ende Mai betrifft, so kann daraus, da leider Untersuchungen im Sommer fehlen, vorläufig noch kaum gefolgert werden, daß sich *Robinia* dem Typus *Picea* (Fabricius) mit dem Fettmaximum im Hochsommer nähert; jedenfalls sind darüber weitere Untersuchungen erwünscht.)

VI. Koniferen.

Nach A. Fischer ist *Pinus silvestris* ein typischer Fettbaum wie *Tilia*. Diese Angabe konnte ich bestätigen mit der einen Einschränkung, daß auch im Sommer in *Pinus silvestris* reichlich Fett vorhanden ist (übrigens ebenso wie bei *Tilia*, nur war der Fettreichtum von *Tilia* im Sommer nicht bekannt). Die übrigen Koniferen *(Picea, Larix, Juniperus, Taxus, Thuja)* nehmen nach Fischer eine Mittelstellung ein, indem bei ihnen im Winter das Holz nicht vollständig entstärkt gefunden wird. Wie schon oft erwähnt, hat 1905 Fabricius eine höchst ausführliche und genaue Arbeit über den Fett- und Stärkegehalt der Fichte publiziert. Er fand für *Picea* im Holz im **Sommer** eine völlige Stärkelösung, also ein Stärkeminimum und die »völlige Umwandlung der Holzstärke in Fett während der heißen Jahreszeit«; ferner, daß im Holz im September und Oktober das Fett zum größten Teil in Stärke zurückverwandelt wird, daß demnach im Winter reichlich Stärke vorhanden ist. Diese Angaben von Fabricius fand ich vollkommen bestätigt, ganz besonders konnte ich wiederholt im Sommer bei *Picea* großen Fettreichtum im Holz und auffallende Stärkearmut oder gänzliches Fehlen der Stärke beobachten.

(Nur den Stärkereichtum und die Fettarmut in der Rinde bei *Picea* im August konnte ich nicht stets beobachten, vielmehr wiederholt das umgekehrte Verhältnis sehr typisch, z. B. am 12. August 1908.)

Spezielle Daten über meine Untersuchungen von *Picea* zu geben, halte ich bei der großen Ausführlichkeit der Arbeit von Fabricius für überflüssig.

Für *Abies* konnte ich für den Sommer wenigstens die Reservestoffverhältnisse mit der nötigen Genauigkeit feststellen.

Abies.

27. Juni 1908. Rinde und Holzmarkstrahlen viel Fett und Stärke.

6. August 1908. Rinde: Fett V!, Stärke 0 oder fast 0! Holzmarkstrahlen: Fett IV, Stärke 0 oder fast 0.

12. August 1908. Rinde: Stärke 0, Fett IV. Holz: Stärke 0 bis I, Fett IV.

Im Vergleich zu *Picea* enthält *Abies* also im August in der Rinde sehr viel Fett und (fast) keine Stärke, während nach Fabricius *Picea* im August in der Rinde wenig Fett und viel Stärke vorkommt (was ich übrigens nicht immer bestätigen konnte, vielmehr oft das gleiche Verhältnis wie bei *Abies*). Für das Holz (Markstrahlen) dagegen gilt für *Picea* und *Abies* ganz das gleiche im Sommer, nämlich: großer Fettreichtum und auffallende Stärkearmut. Für den Winter fehlen mir für *Abies* genaue Untersuchungen; auch die übrigen Koniferen konnte ich nur gelegentlich auf ihren Reservestoffgehalt hin prüfen und möchte ich daher bloß erwähnen, daß ich bei *Larix* und *Taxus* wiederholt im Frühling und Sommer große Fettmengen und wenig bis sehr wenig Stärke nachweisen konnte.

Wichtigstes Ergebnis meiner Untersuchungen an Koniferen.

1. Bestätigung der Angaben von Fabricius über *Picea* im wesentlichen wenigstens.

2. Nachweis, daß sich auch **Abies** im Sommer wie *Picea* verhält (Fettreichtum, Stärkearmut [Fehlen]).

VII. Ginkgo biloba.

Daß ich von *Ginkgo* kein Material von am natürlichen Standort wachsenden Bäumen verwenden konnte, brauchte ich wohl kaum anzuführen. Ausdrücklich möchte ich jedoch betonen, daß die untersuchten Äste (es konnten aus naheliegenden Gründen selten ältere als fünfjährige benutzt werden) äußerst kräftigen, jährlich blühenden, respektive fruchtenden Bäumen entstammen.

19. Jänner 1909. Rinde: stärkereich; am meisten Stärke in den peripheren Zellschichten der primären Rinde und in den Rindenmarkstrahlen. Sehr wenig Fett, am meisten noch in den Markstrahlenzellen, die unmittellbar an die Cambiumzone angrenzen. Holz: Markstrahlen sehr fettreich; wenig bis sehr wenig Stärke.

30. Jänner 1909. Rinde: Stärke IV, Fett fast 0. Holz: Fett III bis IV, Stärke II.

4. Februar 1909. Rinde: Stärke IV, Fett I bis 0. Holz: Stärke I bis II, Fett III.

20. Februar 1908. Rinde: Stärke III, Fett fast 0, nur in den an die Cambiumzone grenzenden Markstrahlenzellen III. Holz: Fett IV, Stärke fast 0.

10. März 1908. Kurztrieb. Rinde: Stärke IV. Fett II. Holz: Fett III, Stärke II bis I.

30. März 1908. Rinde: Stärke III bis IV, Fett III. Holz: Fett IV, Stärke I bis 0.

25. April 1909. Vor dem Austreiben. Rinde: Stärke IV, Fett III. Holz: Stärke III, Fett IV. In der Rinde und im Holz bedeutende Stärkazunahme gegenüber dem 30. März.

8. Mai 1909. Nach dem Austreiben; blühend. Sehr reservestoffarm. Rinde: Stärke II, Fett II. Holz, Fett II, Stärke I.

1. Juni 1909. Noch stärke- und fettärmer. Rinde: Fett kaum I.

Leider fehlte mir im Sommer das Untersuchungsmaterial. Schon die Angaben über den Reservestoffgehalt im Winter ergaben merkwürdige Resultate:

1. Vorhandensein von (ziemlich bis recht) viel Stärke in der Rinde im Winter im Gegensatz nicht bloß zu den Fettbäumen Typus *Tilia*, sondern auch zu den Stärkebäumen.

2. Fehlen (fast völliges) oder Armut von Fett in der Rinde im Winter.

3. Fettreichtum des Holzes im Winter im Gegensatz zu den Stärkebäumen.

4. Stärkearmut (oder fast völliges Fehlen) der Stärke im Holz im Gegensatz zu Stärkebäumen.

Man sieht demnach schon an *Ginkgo biloba,* daß mit den von A. Fischer aufgestellten zwei Typen der Stärke- und Fettbäume nicht auszukommen ist, daß diese vielmehr nur einen Teil der wahrscheinlich ziemlich zahlreichen Typen repräsentieren.

VIII. Aesculus.

Über den Fettgehalt von *Aesculus* und dessen Wandlungen im Laufe der Jahresperiode haben weder A. Fischer noch Karl Schmidt (1909) irgendwelche Angaben gemacht; daher dürfte es nötig sein, eine etwas größere Zahl von Daten über meine ziemlich eingehenden Untersuchungen darüber (angelegt wurden über 60 Dauerpräparate) zu geben.

Jänner.

4. Jänner. Rinde: Stärke 0, Fett fast 0, nur Markstrahlen und Cambiumzone II. Holz: Stärke III, Fett III. Markscheide Fett IV, Stärke II.

Februar.

15. Februar. Rinde: Stärke 0, Fett I bis 0. Holz: Fett II, Stärke III.

März.

8. März. Rinde: Stärke I, Fett I. Holz: Stärke IV, Fett IV.

24. bis 30. März. Rinde: Stärke III, Fett III. Holz: Stärke III, Fett IV.

April.

16. April. Rinde: Fett I, Stärke III. Holz: Fett III, Stärke III.

21. April. Rinde: Fett II. Holz: Fett III.

29. April. Holz und Rinde: Fett III.

Mai.

20. Mai. Holz: Stärke und Fett IV.

22. Mai. Rinde: Fett I. Holz: Fett IV, Stärke I.

29. Mai. Holz: Fett IV!, Stärke II.

Juni.

5. Juni. Rinde: Fett III, Stärke I. Holz: Fett IV!, Stärke I.

16. Juni. Holz: Fett IV, Stärke I bis II.

27. Juni. Einjähriger Trieb. Stärke IV. Rinde: Fett II. Holz: Fett III!!

27. Juni. 10jähriger Ast. Stärke III, Fett IV.

Juli.

1. Juli. Holz: Stärke und Fett IV.

10. Juli. Rinde: Fett I, Stärke III. Holz: Fett III, Stärke III.

26. Juli. Holz: Fett IV!, Stärke II.

August.

13. August. Rinde und Holz: Stärke und Fett III.

September.

3., 8. September. Fett III, Stärke V.

Oktober.

10. Oktober. Fett III, Stärke IV.

25. Oktober. Rinde: Fett II, Stärke I. Holz: Fett IV, Stärke II.

November.

16. November. Fett IV, Stärke III.

Dezember.

5. Dezember. Rinde: Fett III, Stärke I bis 0. Holz: Fett IV, Stärke III.

30. Dezember. Rinde: Fett I, Stärke 0. Holz: Fett III, Stärke III.

Aus diesen Angaben geht deutlich hervor, daß sich auch *Aesculus* ebenso wie *Picea* und *Ginkgo* keineswegs in die von A. Fischer aufgestellten beiden Typen der Stärke- und Fettbäume einreihen läßt. Im Winter allerdings scheint sich *Aesculus* dem Fettbaumtypus Fischer's zu nähern, und zwar durch das Fehlen der Stärke in der Rinde und den reichen Fettgehalt im Holz, doch kommt im Gegensatz zu *Tilia* im Holz auch im Winter reichlich Stärke vor und in der Rinde relativ wenig Fett. Im Sommer ist *Aesculus* ausgezeichnet durch großen Fettgehalt im Holz (mindestens ebensoviel Fett als im

Winter!). Dadurch scheint sich *Aesculus* dem Typus *Picea* zu nähern, ist jedoch von ihm unterschieden durch den reichlichen Stärkegehalt im Sommer. Um eine kurze Darstellung des Reservestoffgehaltes zu geben:

Aesculus.

1. Winter. Rinde: Stärke 0, Fett I bis II (Reservezellulose nach Schellenberg). Holz: Stärke III, Fett III bis IV.

2. Sommer: Rinde: Stärke III, Fett II bis III. Holz: Stärke IV, Fett III bis IV.

Der Fettgehalt des Holzes ist also im Winter und Sommer im wesentlichen gleich, und zwar (sehr) groß (der der Rinde im Sommer etwas größer als im Winter).

IX. Prunus.

Surož[1] gibt an, daß bei *Prunus* im Spätherbst die Stärke in sehr große, kleisterähnliche Tropfen übergeht, welche schließlich mit Jod keine Reaktion mehr geben, sich dagegen mit Osmiumsäure intensiv schwärzen. Meine Untersuchungen an verschiedenen *Prunus*-Arten im Winter ergaben dagegen folgende Resultate:

Prunus: Im Winter ist die Rinde stärkefrei; die Rindenmarkstrahlen enthalten ziemlich viel Fett, die übrigen Rindenteile sind sehr fettarm. Die Holzmarkstrahlen sind dicht erfüllt mit großen Stärkekörnern. Die Stärkekörner zeigen mit Jod behandelt erst nach längerer Zeit eine auch dann noch recht schwache Blaufärbung; jedoch nach Zusatz von Essigsäure erfolgt äußerst rasch und intensiv auf Jodbehandlung Blaufärbung. Die Stärkekörner sind in eine mit Osmiumsäure sich intensiv schwärzende Substanz eingebettet, wodurch sie nach Zusatz von Osmiumsäure nur schwer zu sehen sind und leicht übersehen werden können. Die mit Osmiumsäure sich schwärzende Substanz wurde nicht näher untersucht; sie dürfte jedoch kaum als Fett angesprochen werden, da sie auf Zusatz von Sudan III keine Spur von Rotfärbung

[1] Surož, Botan. Zentralbl., Beih., 1891, p. 342.

annimmt. Der Reservestoffgehalt der untersuchten *Prunus*-Arten im Winter ist demnach folgender:

1. Rinde: Stärkefrei; Fett in den Markstrahlen ziemlich viel vorhanden.

2. Holz: Massenhaft Stärke vorhanden; die Stärke eingebettet in eine mit Osmiumsäure sich schwärzende Substanz.

X. Viscum.

Auch *Viscum album* haben weder A. Fischer noch Schmidt (1909) auf seinen Fettgehalt geprüft und ich will daher einige Daten meiner Untersuchungen angeben.

Winter. Rinde: Stärkefrei oder nur sehr geringe Stärkereste, sehr fettreich. Holz: Mäßig viel bis sehr wenig Stärke, viel Fett.

Sommer. Rinde und Holz: Sehr viel Stärke, wenig Fett.

Demnach verhält sich *Viscum* wie ein Fettbaum Typus *Tilia*.

XI. Loranthus.

Die Untersuchungen erstreckten sich, da mir im Sommer kein Material zur Verfügung stand, nur auf einen Teil der Jahresperiode.

Als anatomische Eigentümlichkeit sei erwähnt das mehr oder weniger reichliche Vorkommen von Fett in den meist sehr dickwandigen Thyllen.

8. Februar 1909. Rinde: Sehr fettreich; Stärke ziemlich viel ungleichmäßig verteilt; manche Zellgruppen fast stärkefrei; andere enthalten viel Stärke.

Holz: Das Parenchym enthält reichlich Stärke und Fett. Die Markstrahlen zerfallen in zwei morphologisch stark voneinander verschiedene Teile. Der Teil, welcher sich vom Cambium aus in den Holzkörper hinein erstreckt (gekennzeichnet durch relativ dünnwandige und daher weitlumige Zellen), ist sehr fettreich und enthält nur wenig kleinkörnige Stärke. Der andere vom Mark aus in den Holzkörper hineinragende

Markstrahlenteil (mit dickwandigen Zellen) enthält neben reichlich Fett auffallend viel großkörnige Stärke; somit erscheinen die beiden morphologisch voneinander verschiedenen Holzmarkstrahlenteile auch dem Reservestoffinhalt nach unterschieden.

6. Mai 1909. Rindenfettgehalt deutlich vermindert im Vergleich zu dem vom 8. Februar. Viel Stärke regeneriert. Holz: Fettgehalt deutlich abgenommen. Stärke sehr reichlich vorhanden.

18. Juni 1909. Mit großen jungen Trieben. Rinde: Sehr wenig Stärke; Fettgehalt geringer als am 6. Mai. Holz: Fettgehalt geringer. Stärke wie am 6. Mai.

Demnach scheint *Loranthus* im Winter sein Fettmaximum und relatives Stärkeminimum zu erreichen; im Frühling geht der Fettgehalt zurück und wird Stärke regeneriert.

XII. Polytrichum.

DerFettgehalt des Stämmchens von *Polytrichum commune* wurde eingehend untersucht; es zeigte sich im Winter (zu jeder Zeit) völliges Fehlen der Stärke und sehr reichliches, meist massenhaftes Auftreten von Fett. Im Sommer (Frühling) wurden oft auch reichliche Fettmengen konstatiert, doch erreicht der Fettgehalt meist nicht die gleiche Höhe wie im Winter. Stärke ist im Sommer stets mehr oder weniger viel vorhanden, oft sehr reichlich. Im Winter konnte durch Temperaturerhöhung in wenigen Tagen jederzeit reichliche Stärkeregeneration erzielt werden. (Für *Polytrichum*-Blätter fand Lidforss[1] ähnliche Verhältnisse.)

Es verhält sich also *Polytrichum* etwa wie *Tilia* und wäre demnach im Sinne Fischer's als »Fettmoos« zu bezeichnen. Interessant ist es, daß ich bei zahlreichen Untersuchungen verschiedener *Mnium*-Arten im Winter kein Fett und ziemlich viel Stärke gefunden habe, wonach dann *Mnium* ein Stärkemoos genannt werden könnte und ebenso wie bei den Bäumen

---

[1] Lidforss, Die »wintergrüne Flora«. Eine biologische Studie. K. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund. 1907.

auch bei Moosen im Winter Unterschiede in der Reservestoffspeicherung vorkommen. Als

Hauptergebnisse des speziellen Teiles

möchte ich nur folgende anführen:

I. Der Prozeß der Fettbildung ist als ein von der Temperatur unabhängiger, periodischer aufzufassen.

Dafür spricht:

1. Reichliches Vorkommen von Fett auch im Sommer bei *Tilia, Populus* etc.

2. Einjährige Zweige und Keimlinge von *Tilia* enthalten bereits im Frühjahr Fett; der Fettgehalt der einjährigen Äste nimmt im Verlauf des Sommers zu.

3. Fettmaximum bei *Picea* und *Abies* im Sommer, also unter anderen Temperaturverhältnissen als im Winter.

II. Auch der Prozeß der Stärkelösung scheint im wesentlichen von der Temperatur unabhängig und periodisch zu sein; er verläuft bei verschiedenen Pflanzen zu verschiedenen Zeiten der Jahresperiode. Ich verweise bloß auf:

Stärkeminimum bei *Picea* (Holz) im Sommer, bei *Abies* (Holz und Rinde) im Sommer.

Stärkeminimum bei den »Fettbäumen« im Winter.

Reichlicher Stärkegehalt bei *Ginkgo* in der Rinde im Winter.

III. Mit den von A. Fischer aufgestellten Typen der Stärke- und Fettbäume sind lange nicht alle Typen erschöpft. Es existiert vielmehr eine viel größere Zahl solcher Typen, z. B.:

Picea, Abies: Stärkeminimum, Fettmaximum im Sommer.

Aesculus: Fettgehalt im Sommer und Winter wesentlich gleich.

Ginkgo: Im Winter relativ stärkereiche, fettarme Rinde, relativ fettreiches, stärkearmes Holz.

Fagus: Relatives Fettmaximum im März, zur Zeit des Fettminimums bei *Tilia.*

Dem Typus *Tilia* entsprechend wurden gefunden *Populus (tremula), Viscum.*

Schlußbetrachtung.

I. Zusammenhang zwischen Stärkelösung und Fettbildung.

A. Von meinen Untersuchungen sprechen hauptsächlich folgende gegen einen **direkten** Zusammenhang der in Rede stehenden Prozesse:

1. Die Ergebnisse meiner Winterversuche.

2. Der Befund, daß im Sommer bei *Tilia* und den übrigen Bäumen dieses Typus Stärke und Fett gleichzeitig reichlich vorhanden ist.

3. Der Umstand, daß in einjährigen Ästen die Prozesse der Stärkebildung und Fettbildung gleichzeitig verlaufen.

B. Andererseits muß zwischen der herbstlichen Fettgehaltvermehrung und Stärkelösung bei *Tilia* etc. und den analogen Prozessen bei *Picea* und den übrigen Fettbaumtypen, wenn auch kein direkter, so doch ein indirekter Zusammenhang bestehen.

Dafür spricht:

1. Vor allem die einfache Überlegung, daß es unerfindlich sei, woher die Stoffe zur winterlichen Fettvermehrung stammen, wenn sie nicht (wenn auch nur indirekt) den im Herbst gespeicherten Stärkemengen entnommen werden.

2. In *Tilia*-Wurzeln, in denen der Stärkegehalt im Winter im wesentlichen unverändert bleibt, tritt keine winterliche Fettvermehrung ein. (Dagegen in freiliegenden Wurzeln: Im Winter wenig Stärke, viel Fett.)

3. Nicht nur beim Typus *Tilia* fällt zeitlich das Stärkeminimum und Fettmaximum zusammen, sondern auch bei *Picea* und *Abies*, und zwar hier im Sommer, dort im Winter. (Es wäre doch merkwürdig, wenn bloß zufällig einmal im Winter und einmal im Sommer diese beiden Zustände zusammenfielen.)

4. Stets herrscht in den Teilen der Äste, in welchen das Stärkeminimum auftritt, gleichzeitig das Fettmaximum und

umgekehrt. (Um dies an einigen Beispielen zu zeigen, erwähne ich bloß: *Loranthus* im Winter: Rinde fettreich, stärkefrei. *Ginkgo* im Winter: Rinde stärkereich, fettarm. *Robinia* im Winter: Rinde fettreich, stärkefrei, Holz stärkereich, fettfrei. *Picea* im Sommer: Holz fettreich, stärkefrei, Rinde stärkereich, fettarm. *Abies* im Sommer: Fettreich, stärkefrei.)

5. Vergleiche auch die Verhältnisse in reifenden und keimenden Fettsamen, woselbst stets auch fettreiche und stärkearme (und umgekehrt) Stadien zeitlich zusammenfallen.

Alle diese Tatsachen scheinen mir unbedingt dafür zu sprechen, daß die beiden besprochenen Prozesse irgendwie indirekt im Zusammenhang stehen. (Wenn man sich auch vom chemischen Standpunkt aus über die Vorgänge bei der Umwandlung von Fett in Stärke und umgekehrt noch völlig im Unklaren befindet. Hier sei auch daran erinnert, daß bereits vor längerer Zeit Wiesner[1] einen chemisch ebenso unverständlichen Prozeß direkt beobachten konnte, nämlich die Umwandlung von Stärke in Harz.)

II. Die Prozesse der Fettbildung und -lösung und der Stärkelösung

sind periodische Vorgänge, auf deren Verlauf die Temperatur keinen wesentlichen Einfluß nimmt. (Betreffs der Begründung dieses Standpunktes verweise ich auf die »Zusammenfassenden Bemerkungen« am Schlusse der beiden Hauptteile.)

III. Die biologische Bedeutung der Fettbildung.

1. Fettbildung als Kälteschutz.

Dafür spricht (A. Fischer) die geographische Verbreitung der Fettbäume Fischer's, die die nördliche Baumgrenze darstellen. Dagegen spricht vor allem die Feststellung des Fettmaximums bei *Picea* und *Abies* im Sommer sowie zahlreiche andere Ergebnisse des speziellen Teiles.

---

[1] Wiesner, Über die Entstehung des Harzes im Innern von Pflanzenzellen, Sitzungsber. Ak., LII, II. Abt., p. 118, 1865.

In der physikalischen Erklärung, inwiefern die winterliche Fettbildung einen Kälteschutz darstellt, gehen die Ansichten heute wesentlich auseinander. Die meisten Autoren sind der Meinung, daß die Fettbildung die Eisbildung verhindern könne. Mez[1] dagegen konnte zeigen, daß bei eisbeständigen Pflanzen gerade eine Unterkühlung sehr schädlich sei, daß aber die Fettbildung eine solche Unterkühlung verhindere und daher (sowie als ein Prozeß, der Wärme speichere) als Kälteschutz zu deuten sei. Dazu möchte ich bloß bemerken, daß *Tilia* jedenfalls eisbeständig ist.

2. Fettbildung als Einrichtung zur Einschränkung des Wasserbedarfes.

Diese Bedeutung der Fettbildung (auf die mich Herr Dozent K. Linsbauer aufmerksam machte) sieht im Vorhandensein von Fett an Stelle der stark quellbaren Stärke oder des osmotisch kräftig wirkenden Zuckers eine Anpassung an unzureichende Wasserversorgung. Sowohl im Winter (infolge der physiologischen Wasserarmut des Bodens [Typus *Tilia*]) als auch im Sommer (*Picea, Abies*; die Koniferen dürften als Xerophyten mit Wassermangel zu kämpfen haben) kann eine derartige Anpassung von großem Vorteil sein.

Für diese Deutungsmöglichkeit ließe sich noch anführen:

Fettreichtum bei *Polytrichum* im Sommer (*Polytrichum* muß auch im Sommer oft mit großem Wassermangel rechnen infolge der mangelhaften Wasserleitung). Fettreichtum von *Viscum* im Winter. (Da *Viscum* wintergrün ist, ist sein Transpirationswasserverlust wohl auch im Winter nicht unbedeutend; der winterkahle *Loranthus* besitzt im Winter wenigstens im Holz reichlich Stärke.) Fettarmut, Stärkereichtum im Winter bei Wurzeln von Fettbäumen, bei welchen der Wasserverlust durch Transpiration wohl kaum in Betracht kommt.

---

[1] Mez, Flora, 1905, Bd. 94.

3. Fett als kompendiösere, respektive konzentriertere Form der Kohlenstoffspeicherung (Czapek,[1] Haberlandt[2]).

Dieser Faktor, der in der Fettspeicherung gegenüber der Stärkespeicherung einen ökonomischen Vorteil erblickt, dürfte für die Verhältnisse in den Ästen der Bäume kaum in Betracht kommen.

4. Fett als stabilere Form der Kohlenstoffspeicherung.

Auf diese biologische Deutung der Fettspeicherung hat mich Herr Hofrat Wiesner aufmerksam gemacht. Er hat mir gegenüber die Vermutung ausgesprochen, daß die Fette eine stabilere Form der Reservestoffe darzustellen scheinen als die zumeist von diastatischen Fermenten begleitete Stärke. Wenn es sich um Stofftransport handelt, ist die Stärke die zweckmäßigere Form der Reservestoffe, wenn es sich aber um bloße Aufstapelung handelt, in vielen Fällen hingegen das Fett.

Sie bietet den großen Vorteil, daß sie den Fettbildungsvorgang (aus Stärke) sowohl bei den in dieser Arbeit untersuchten Reservestoffwandlungen als auch bei der Reifung der Fettsamen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu betrachten ermöglicht. Überall dort, wo es der Pflanze darum zu tun ist, Reservestoffe längere Zeit hindurch unverändert zu speichern, deponiere sie diese in Form von Fett, das nicht so leicht chemischen Umwandlungen ausgesetzt erscheint wie die äußerst labile Stärke.

5. Fettbildung als Schutz gegen schädliche Konzentration des Zuckers im Zellsaft.

Meine eigene Ansicht über den Zweck der Fettbildung geht dahin, daß sie eine schädliche Konzentration des Zuckers, wie sie bei der Lösung der gewaltigen Stärkemassen z. B.

---

[1] Czapek, Biochemie I, 1905, p. 97.

[2] Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanat., III. Aufl. 1904, p. 375.

bei *Tilia* im Herbst wohl leicht eintreten kann, zu verhindern habe. Diese Deutung bezieht sich natürlich bloß auf die Fettgehaltsvermehrung, die stets zu gleicher Zeit mit der Stärkelösung vor sich geht (also bei *Tilia* im Spätherbst, bei *Abies* im Sommer), nicht aber auf den Fettbildungsprozeß, wie er den ganzen Sommer hindurch bei *Tilia* sich abspielt. Als wichtigste Stütze dieser Auffassung führe ich an den Verlauf der Reservezellulosebildung im Herbst und deren Lösung im Frühling (Schellenberg).

Demnach hätte die Reservezellulosebildung den gleichen Zweck wie die Fettbildung und die beiden Prozesse könnten sich vertreten.

Bevor ich nochmals die Hauptergebnisse meiner Arbeit zusammenfasse, erfülle ich die angenehme Pflicht, vor allem meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Professor Dr. J. Wiesner, für die zahllosen Anregungen und das rege Interesse, das er stets meiner Arbeit entgegenbrachte, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Privatdozenten Dr. K. Linsbauer für die gütige Unterstützung, die er mir jederzeit zu teil werden ließ, zu großem Dank verpflichtet.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse der Arbeit.

1. Der Prozeß der Fettbildung in den Stämmen der Laub- und Nadelbäume ist ein periodischer Vorgang, ist aber nicht, wie bisher angenommen wurde, gewöhnlich auf den Herbst beschränkt.

2. Auch der Prozeß der Stärkelösung in den genannten Gewächsen ist ein periodischer Vorgang.

3. Der Prozeß der Stärkebildung kann in den Ästen der Fettbäume (Typus *Tilia*) das ganze Jahr hindurch vor sich gehen; niedere Temperaturen wirken hemmend auf seinen Verlauf.

4. Die Fettbäume A. Fischer's besitzen auch im Sommer reichlich Fett; der Fettbildungsprozeß verläuft, bei *Tilia* wenigstens, den ganzen Sommer hindurch.

5. Die A. Fischer'schen Typen der Stärke- und Fettbäume sind nur zwei spezielle Fälle der zahlreichen vorhandenen Typen.

6. Zwischen den Prozessen der Stärkelösung und Fettbildung besteht zwar kein direkter, jedoch ein indirekter Zusammenhang.

7. Der Angabe, daß das Fett der Bäume als Kälteschutz diene, kann keine allgemeine Geltung zugesprochen werden, ist aber auch für die im Winter fettspeichernden Bäume sehr unwahrscheinlich. Plausibler ist die Annahme, daß das Fett im Vergleich zur Stärke die stabilere Form der Reservestoffe repräsentiert.